

Série A, N°1413

N° d'ordre 2278

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

F. CORSY

1^{re} THÈSE. — EVOLUTION DE L'APPAREIL HYOBANCHIAL

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 14 **Juin 1933**, devant la Commission d'examen

MM. WINTREBERT... *Président*

PORTIER
LANQUINE.....

Examineurs

MARSEILLE

Imprimerie Pascal CIARFA

67, Rue Grignan, 67

— 1933 —

Série A, N°1413
N° d'ordre 2278

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

F. CORSY

1^{re} THÈSE. - EVOLUTION DE L'APPAREIL HYOBANCHIAL

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le Juin 1933, devant la Commission d'examen

MM. WINTREBERT... *Président*

PORTIER {
LANQUINE..... { *Examineurs*

MARSEILLE

Imprimerie Pascal CIARFA

67, Rue Grignan, 67

— 1933 —

FACULTÉ DES SCIENCES DE L' UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen
Doyen honoraire

C. MAURAIN Professeur, Physique du globe.
M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires

H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
Emile PICARD.
Rémy PERRIER.
Léon BRILLOUIN.
A. DEREIMS.

E. GOURSAT Analyse supérieure et algèbre supérieure.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
Jean PERRIN Chimie physique.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
Mme P. CURIE ... Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN Chimie générale.
L. MARCHIS Aviation.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.

Professeurs

A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY.... Physique.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
P. PORTIER Physiologie comparée.
Charles PÉREZ .. Zoologie.
E. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD .. Botanique.
Léon BERTRAND .. Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
G. JULIA Calcul différentiel et calcul intégral.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
V. AUGER Chimie appliquée.
P. WINTREBERT .. Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
Eugène BLOCH .. Physique théorique et physique céleste.
L. LUTARD Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale.
E. ESCLANGON Astronomie.
H. BÉNARD..... Mécanique expérimentale des fluides.
C. MAUGUIN..... Minéralogie.
L. BLARINGHEM... Botanique.
A. GUILLERMOND... Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY Mathématiques générales.
A. DUFOUR Physique (P. C. N.).
H. BEGHIN Mécanique physique et expérimentale.
De BROGLIE Théories physiques.



E. PÉCHARD Chimie (Enseigt P.C.N.)
A. GUILLET Physique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY .. Pétrographie.
H. MOUTON Chimie physique.
L. DUNOYER Optique appliquée.
M. JAVILLIER Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY Zoologie.
A. DEBIERNE Radioactivité.
E. DARMOIS Physique.
G. BRUHAT Physique.
F. PICARD Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. JOLEAUD Paléontologie.
M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques
Mme RAMART-LUCAS Chimie organique.

FOCH Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER Physique (P. C. N.)
VILLEY Mécanique physique et expérimentale.
LABROUSTE Physique du Globe.
FREUNDLER Chimie (P. C. N.)
PRENANT Zoologie.
P. JOB Chimie générale.
CHRÉTIEN Optique appliquée.
BOHN Zoologie (P. C. N.).
COMBES Sciences naturelles. P. C. N.
GARNIER Mécanique rationnelle.
PÉRÉS Mécanique des fluides.
LAUGIER Physiologie générale.
TOUSSAINT Technique Aéronautique.
HACKSPILL Chimie (P. C. N.)
M. CURIE Physique (P. C. N.).

Secrétaire honoraire A. PACAUD.
Secrétaire D. TOMBECK.

AVANT - PROPOS

Je dédie cet ouvrage à M. le Professeur ROUVIÈRE : il m'en a inspiré l'idée première, il a guidé et surveillé mes efforts, il a mis à mon entière disposition toutes les ressources de son laboratoire ; qu'il soit assuré de mon inaltérable reconnaissance.

Je ne saurais oublier l'aide si précieuse que ne m'a pas ménagée mon excellent ami le docteur AUGIER, dont j'admirerai toujours l'esprit critique et la science technique.

J'exprime mes bien vifs remerciements à M. le Professeur ANTHONY pour l'abondant matériel qu'il m'a permis de consulter et pour les exemplaires si rares qu'il m'a si généreusement confiés. A ses assistants, MM. CLAVELIN et WAQUEZ, je dis un cordial merci.

C'est pour moi un agréable devoir d'adresser l'expression de ma bien vive gratitude à M. le Professeur WINTREBERT. J'ai mis plus d'une fois à profit ses judicieux conseils et il m'a fait le grand honneur de présider mon jury de thèse. C'est aussi avec un sentiment de respectueuse sympathie que je remercie MM. les Professeurs PORTIER et LANQUINE.

Travail des Laboratoires d'Anatomie normale
de la Faculté de Médecine de Paris (Professeur ROUVIÈRE)
et d'Anatomie comparée du Muséum (Professeur ANTHONY)

PREAMBULE

Il n'y a guère de sujet en morphologie animale qui n'ait déjà été abondamment étudié mais, quoiqu'en disent ou pensent certains, aucun n'a été épuisé tant est grande la diversité des espèces présentes et passées, tant sont nombreux les points de vue auxquels on peut se placer quand on cherche à comprendre la structure des êtres vivants et à reconstituer leur histoire. Chaque année, la paléontologie et l'embryologie apportent des preuves nouvelles aux hypothèses échaffaudées sur des données fragmentaires ou, au contraire, les modifient ou même les renversent. Plus nos connaissances s'enrichissent, plus le présent nous apparaît complexe, plus le passé se révèle immense. La morphologie, toujours aussi active que n'importe quelle autre branche biologique, construit et démolit sans cesse et sans cesse, à la lumière de documents anatomiques ou ontogénétiques précisés, rectifie sa connaissance des êtres et des organes, remanie sa conception générale de la vie, sa doctrine de l'Evolution. Entre les livres classiques que nous avons autour de nous et les nombreuses monographies parues depuis quelques années et plus ou moins bien connues en France, il y a, sur le sujet qui nous occupe, matière à une mise au point qui, sans être parfaite peut, nous l'espérons, être utile.

Tel est le but principal de cette thèse.

Mais un travail averti, pour être bien mené, ne peut pas être une simple compilation ; les faits morphologiques sont trop complexes, exigent trop de précision pour n'être vus qu'à travers les descriptions d'autrui ; sur ces mêmes faits d'ailleurs de multiples auteurs s'opposent. C'est pourquoi nous ne sommes pas restés les simples spectateurs des efforts de nos devanciers. Notre part d'investigation a été la suivante :

1° Nous avons contrôlé ou précisé ou rectifié des données connues relatives à l'appareil viscéral cartilagineux et surtout osseux chez un grand nombre d'animaux (Sélaciens, Téléostomes, Dipneustes, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères) soit par la simple dissection, soit par la méthode de Spalteholz

2° Avec cette dernière méthode, nous avons étudié à fond cet appareil sur quelques Mammifères facilement accessibles et surtout chez le Mouton (*Ovis ariès* L.) pour lequel nous avons récolté et traité un matériel très abondant. Nous devons même avouer que nos recherches sur cet animal et aussi sur l'Homme ont été le point de départ de ce travail ; mais que, faute d'y trouver des éléments d'interprétation suffisants et pour ne pas nous débattre dans un horizon aussi étroit, comme l'ont fait tant d'autres, nous avons, sur les conseils de M. le Professeur Wintrebert, étendu notre champ d'investigation beaucoup plus loin. En ce qui concerne ces recherches techniques elles-mêmes, nous n'avons eu l'ambition que d'apporter des faits plus complets et précis que ceux qui étaient déjà acquis.

L'anatomie a commencé par étudier l'Homme et de là s'est étendue aux autres Vertébrés. L'appellation « *appareil hyoïdien* » a d'abord été appliquée, chez un animal à respiration aérienne, à l'os *hyoïde* avec la *chaîne hyoïdienne* qui le rattache au crâne. Mais cet appareil n'a d'unité que chez l'adulte car, ontogénétiquement, c'est un complexe d'arcs viscéraux ou branchiaux dans lequel prédomine l'arc hyoïdien ou arc hyal. C'est donc un *appareil hyobranchial*. Cette pluralité d'origine nous apparaît plus clairement à la lumière de l'anatomie comparée : *l'appareil hyobranchial est classiquement l'ensemble, morphologiquement et fonctionnellement plus ou moins homogène, de l'arc hyal et des arcs branchiaux qui lui sont postérieurs.*

C'est donc l'appareil squelettique viscéral entier moins l'arc mandibulaire. Cette définition s'applique-t-elle à tous les Vertébrés ? Nous verrons que non. Chez les ancêtres des Poissons on peut parler d'un appareil branchial et pas plus, car tous les arcs sont uniformément construits et indépendants les uns des autres. Chez les *Poissons*, il y a un appareil hyomandibulaire beaucoup plus qu'un appareil hyobranchial. Ce n'est que chez les *Tétrapodes* que l'expression « appareil hyobranchial » devient justifiée parce que l'arc mandibulaire s'est définitivement disjoint des autres et

que ces autres tendent à se rassembler étroitement sous l'influence de nouvelles fonctions ; mais cependant nous trouverons ici aussi de grosses divergences, nous verrons chez certains l'arc hyal disparaître, chez d'autres lui seul persister.

Ce que nous venons de dire montre donc combien l'expression « appareil hyobranchial ou hyoïdien » a d'arbitraire. Il ne faut pas vouloir lui donner un sens trop rigide si l'on veut, comme on l'a fait, l'étendre au delà de l'Homme et des Mammifères. Les Allemands l'appellent aussi *Zungenbein* (appareil osseux lingual) parce que c'est sa fonction prédominante, la plus fréquente, chez les Tétrapodes ; mais ce n'est pas sa seule raison d'être car il peut persister chez des animaux aglosses. C'est surtout un reste, le reste d'une partie de l'appareil squelettique viscéral céphalique et, en nous restreignant le plus possible à cette partie, nous allons en suivre l'évolution phylogénétique en remontant aussi loin que possible, même dans le domaine hypothétique de l'origine des Vertébrés.

Matériel et techniques

Liste des espèces adultes examinés soit après dissection, soit après méthode de Spalteholz (le nom de l'espèce porte alors une astérisque), soit après macération (le nom de l'espèce porte alors deux astérisques) :

Les squelettes préparés par macération ont été empruntés aux collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

La majeure partie de notre matériel provient du Laboratoire d'anatomie comparée de ce Muséum, grâce à la bienveillance de M. le Professeur ANTHONY et de l'amabilité de ses assistants.

Les pièces traitées par la technique de Spalteholz ont été exécutées dans le Laboratoire d'anatomie de la Faculté de Médecine de Paris, dirigé par M. le Professeur ROUVIÈRE.

La plupart de nos dissections ont été faites au Laboratoire d'anatomie de la Faculté de Médecine de Marseille.

1° Poissons. — *Scyllium canicula* Cuv. ; *Sc. catulus* Cuv. ; *Mustelus vulg.* Müll ; *Galeus canis* Rond. ; *Rhina squatina* Risso ; *Raja oxyrhyncha* Blainv. ; *R. circularis* Couch.

Osmerus eperlanus L. * ; *Merlucius vulg.* Costa ; *Trigla milvus* Risso * ; *Esox lucius* L. ; *Solea vulg.* (sp.) ; *Conger vulg.* Cuv. ; *Bothus podas* Delar ; *Merlangus argenteus* Guichen *.

Protopterus dolloi Blge.

2° Amphibiens. — *Salamandra maculosa* Laur ; *Amphiuma means* Garden *.

Rana nigritans Hallow ; *Alytes obstetricans* Laur ; *Bufo vulg.* L. * ; *Xenopus laevis* Daud *.

3° Reptiles. — *Lacerta viridis* Gesn. ; *Anguis fragilis* L. ; *Varanus niloticus* L. ; *V. salvator* Laur ; *Uromastix hardwicki* Gray *.

Iguana tuberculata ; *Chamaeleo vulg.* * (sp.).

Python reticulatus Schneider ; *Crotalus terrificus* Laur.

Chelone midas L. * ; *Emys scripta* Schoepff * ; *Testudo graeca* L. *.

Crocodylus cataphractus Cuv. .

- 4° Oiseaux. — *Struthio camelus* L. ; *Dromaeus* N. Holl. Lath.
Thieshiornis aethiopicus Lath ; *Pelecanus* (sp.) ; *Ardea purpurea* L.
Choenopsis atratus Lath. ; *Anas boschas dom.* L. ; *Vultur papa* L. ; *Ketupa zeylonensis* Gw.
Gallus gallinaceus dom. Pall ; *Meleagris gallap. dom.* L.
Cacatua roseicapilla V. ; *Grus cinerea* Bechst.
Oedictnemus crepitans Temm. ; *Colombia livia dom.* Briss ;
Larus argentatus Pont ; *Leptotilus* sp. (Marabout).
Gecinus viridis L. * ; *Bucorvus abyssinicus* L. *.
Serinus canarius * ; *Pica caudata* L.
- 5° Mammifères. — a) MONOTRÊMES : *Ornithorhynchus anatinus* Schaw * ; *Echidna aculeata* Schaw * ;
- b) MARSUPIAUX : *Macropus rufus* Desm *.
- c) EDENTÉS : *Bradypus tridactylus* L. ** ; *Cycloturus didactylus* L. ** ; *Chaélopus didactylus* L. ** ; *Tamandua tetradactyla* L. * ; *Zaedius ciliatus* Fisch ; *Dasypsus sexcinctus* L. ** ; *Lysiurus unincinctus* L. ** ; *Myrmecophaga jubata* Schreb ** ; *Chaetophractus villosus* Desm ** ; *Tatusia novemcincta* L. *.
- d) INSECTIVORES : *Erinaceus europæus* L. **.
- e) RONGEURS : *Lepus cuniculus* L. ; *Rattus decumanus* Pall. ; *Dasyprocta aguti* L. ; *Cavia aperea* Gmelin.
- f) CARNIVORES : *Viverra zibetta* L. ; *V. genetia* L. ; *Hyaena striata* Zimm ** ; *Herpestes* sp. ; *Mustela putorius* L. ; *Proteles* sp. ; *Ursus arctos* L. ; *Procyon lotor* L. ; *Nasua ruffa* Desm ; *Canis familiaris* L. ; *C. vulpes* L. ; *Acinomyx jubatus* L. ; *Felis catus dom.* L. ; *F. pardus* L. * ; *F. cerval* Schreb. *Phoca vitulina* L. ** ; *Tricherus rosmarus* L. **.
- g) ARTIODACTYLES : *Dicotyles* sp. ** ; *Sus scrofa dom.* L. ; *Hippopotamus amphibius* L. ** ; *Auchenia lama* Sllig ; *Camelus dromarius* L. ; *Buffelus bubalus* L. ** ; *Bos taurus* L. ; *Capra hircus* L. ; *ibex sibericus* Mey ** ; *Cephalophus dorsalis* Gray ; *Gazella dorcas* Pall ; *Camelopardalis giraffa* L. ; *Ovis aries* L. ; *Ovis musimum* Bonap. ; *Ammotragus lervia* Pall *.

h) PÉRISSODACTYLES : *Rhinoceros bicornis* L. ** ; *Tapirus* ** ; *Equus caballus* L. ; *E. asinus* L. ** ; *E. hemionus* L. ** ; *E. zebra* L. **.

i) CÉTACÉS : *Phocaena communis* Cuv. ** ; *Delphinus delphis* L. * ; *Balaena biscayensis* Eschricht **.

j) CHEIROPTÈRES : *Mégacheiropère* (sp.) de Madagascar.

k) PROSIMIENS : *Lemur catta* L. ; *Perodicticus potto* Bossman.

l) SIMIENS : *Hapale jacchus* L. ** ; *Macacus sinicus* L. * ; *Cercopithecus cynosurus* L. * ; *Papio hamadryas* L.

m) BIMANES : *Homo*.

* *
*

Liste des espèces dont le développement a été étudié par la méthode de Spalteholz :

Ovis aries L. (embryons de 20 millimètres à la naissance et un peu au delà) ;

Bos taurus L. (embryons de 25 millimètres à la naissance) ;

Sus scrofa dom. L. (embryons de 15 millimètres à la naissance), et un petit nombre d'embryons de *Canis familiaris*, *Cavia cobaya*, *Lepus cuniculus*, *Rattus decumanus*, *Equus caballus*, *Felis dom*, etc...

En outre, pour *Homo*, nous avons utilisé la riche collection de fœtus du Laboratoire de M. le Professeur ROUVIÈRE.

CHAPITRE PREMIER

L'APPAREIL BRANCHIAL A L'ORIGINE DES VERTEBRES

L'Amphioxus, les Cyclostomes parmi les espèces vivantes, les Ostracodermes parmi les fossiles, sont les documents les plus primitifs d'après lesquels il faut imaginer l'origine des Vertébrés. Les adultes de ces espèces sont, malgré leur simplicité, certainement déjà spécialisés, mais leurs embryons et leurs larves, ainsi d'ailleurs que les embryons des Poissons primitifs, peuvent nous fournir les plus précieux renseignements sur leurs ancêtres. Nous nous bornerons, sans trop dépasser les limites de notre sujet, à résumer les conceptions les plus modernes et nous emprunterons beaucoup aux travaux de Sewertzoff (1916) et en particulier à son livre récent (1931), œuvres d'autant plus précieuses pour nous que l'auteur, dans son étude de l'évolution, s'est surtout basé sur la morphologie de l'extrémité céphalique.

* *
*

Agnathes acraniens

ACRANIA PRIMITIVA. — L'ancêtre hypothétique des Vertébrés, aussi loin que nous puissions aller actuellement, fut sans doute un individu de petite taille comme l'Amphioxus, semi-transparent, menant une vie active nectonique (près du fond de la mer) et dont les principaux caractères organiques étaient, d'après Sewertzoff, les suivants :

Métamérie et symétrie de *tout* le corps — Système nerveux très simple (moelle et dilatation vésiculaire cérébrale) — Organes des sens représentés par des cellules sensorielles épidermiques (cellules olfactives à la partie antérieure de la fossette buccale ; cellules pigmentées sensibles à la lumière, disposées sur la face interne du neurocèle (Boveri, 1904), comme chez l'*Amphioxus* — Moitié antérieure du corps, de l'intestin, branchialisée, — Pas de cœur, etc...

Il n'existait pas de crâne. Sur *toute* la longueur du corps l'organe de soutien était la chorde (fig. 1). Ventralement à son extrémité antérieure, et peut-être le dépassant, était un orifice buccal *immobile*, bordé de cirrhes contractiles qui s'appuyaient sur un anneau squelettique pseudo-cartilagineux. Entre les fentes bran-

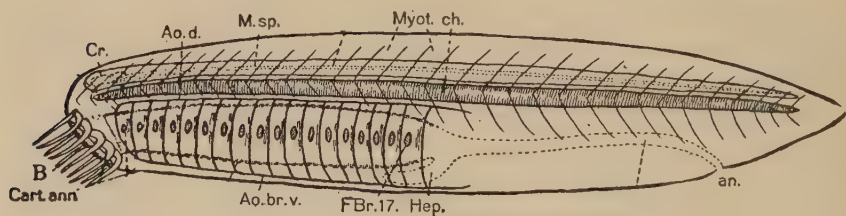


Fig. 1. — Hypothétique *Acrania primitiva*, d'après Sewertzoff

La moitié du corps est branchialisée, toutes les fentes viscérales (F. br) sont branchiales. — Squelette réduit à la chorde et au cartilage annulaire péri-buccal avec cirrhes, canal médullaire (M sp) et vésicule cérébrale (Cr).

chiales (une vingtaine seulement) simples, étaient des arcs branchiaux dont le squelette, peu différencié, n'était *pas subdivisé*. La première fente était « branchiale » comme les autres et placée immédiatement au dehors (sans cavité péribranchiale ou atriale) et l'eau chargée de particules alimentaires et d'oxygène y circulait par le simple jeu de cils vibratiles. L'apport alimentaire se faisait donc *passivement* comme chez l'*Amphioxus*, la bouche étant un orifice inerte et les parois du pharynx un simple filtre pour les parcelles digestibles que le déplacement de l'animal entraînait.

Voici, d'après Sewertzoff, comment sans entrer dans la fantaisie, en se basant sur l'embryologie et l'anatomie comparée des espèces plus évoluées, on peut se représenter quelques-uns des

caractères principaux de celui qui fut la souche prévertébrée. De cet *Acranien* partent deux rameaux : l'un qui va aux BRANCHIOSTO-

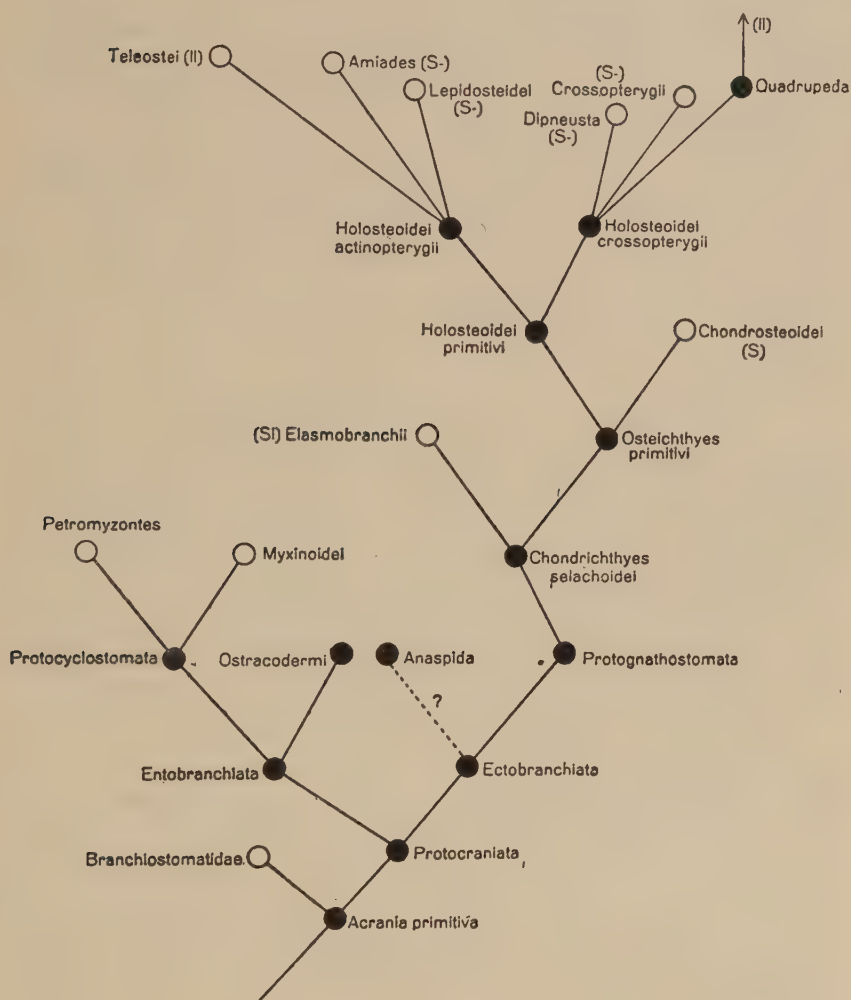


Fig. 2. — Origine des Vertébrés d'après Sewertzoff (1931)

En noir, les types hypothétiques ou disparus. — Les Téléostéens et les Quadrupèdes forment des groupes en pleine évolution.

MATIDES et s'y arrête, l'autre qui mène au PROTOCRANIOTE et de là aux autres Vertébrés (fig. 2).

BRANCHIOSTOMATIDES. — Ils sont représentés par l'*Amphioxus*.

Suivant Mac Brides (1909) l'*Acrania primitiva* n'a pas donné directement l'*Amphioxus*. Le premier était un être organiquement symétrique. Pour expliquer certaines différences entre l'état embryonnaire et l'état adulte de l'*Amphioxus* et en particulier certaines asymétries (position initiale gauche de la bouche) (1) qui apparaissent au cours du développement, on doit imaginer qu'à l'*Acrania primitiva* a fait suite un individu menant une vie benthonique (sur le fond de la mer comme les Pleuronectes actuels) et qui, pour cette raison, a perdu sa symétrie primitive et est devenu fortement asymétrique (émigration de la bouche vers la gauche et des fentes branchiales vers la droite) d'une façon analogue aux Soles, Turbots, etc...

L'*Amphioxus* adulte est redevenu symétrique parce qu'il ne vit plus sur le fond mais principalement dans le sable. C'est un petit animal de moins de 10 centimètres, fusiforme (d'où son nom), branchialisé dans près de la moitié de son corps. En raison de son enfouissement presque continu (son extrémité rostrale seule émergeant) il a, disent les auteurs, de mauvaises conditions respiratoires ; aussi possède-t-il un *très grand nombre de fentes branchiales très subdivisées* ; celles-ci s'ouvrent, du côté externe, dans une cavité péri-branchiale qui communique avec l'extérieur par un pore abdominal ; l'eau vectrice de l'oxygène et des aliments, pénètre, en-dessous de l'extrémité rostrale du corps, par la bouche immobile garnie de cirrhes très mobiles, et est aspirée dans l'intestin pharyngien par dilatation de la cavité péribranchiale ; outre ce rôle, cette cavité interposée met aussi les branchies à l'abri du contact du sable et de la vase. L' *Amphioxus* diffère de l'*Acrania primitiva* par un système circulatoire plus perfectionné ; il est encore acardiaque mais son aorte ventrale a des parois fortement contractiles et de plus, à l'origine de chaque rameau qui s'en détache pour desservir les arcs branchiaux, il y a un renflement bulbaire pulsatile.

Son système nerveux central est représenté par un tube aminci et dilaté à son extrémité céphalique ; cette dilatation vésiculaire (neurocèle) forme un rudiment d'encéphale. Ses organes des sens

(1) Van Wijhe expliquait cette situation initiale asymétrique en disant que la bouche dérivait d'une paire de fentes branchiales, hypothèse contredite par Legros.

sont aussi amorphes et diffus que chez l'*Acrania primitiva*. Dans sa fossette buccale (préorale de Legros, 1897-98) au fond de laquelle se trouve le passage ecto-entodermique intestinal (orifice du velum, Legros), on voit à la partie antérieure, deux évaginations : l'une (néphridienne de Hatschek) que Legros interprète comme *sac hypophysaire* ectodermique, l'autre plus avancée (fossette ciliée de Hatschek) dont Legros fait l'équivalent d'une *fossette olfactive*.

L'*Amphioxus* est acranien. Son squelette axial est représenté par la chorde, plus proéminente en avant (en raison du rostre) que chez l'hypothétique *Acrania primitiva* (fig. 1). Il n'y a donc pas de neurocrâne cartilagineux ou osseux ; le cerveau comme la moelle n'est protégé que par du tissu conjonctif. Dans la région splanchnique céphalique, il y a un anneau pseudo-cartilagineux (tissu analogue au tissu chordal) péribuccal et des arcs squelettiques branchiaux de même structure.

Les fentes branchiales sont, avons-nous dit, *très nombreuses* et compliquées ; l'ontogénèse montre que le plan initial chez l'*Amphioxus* ne diffère pas essentiellement de celui des Vertébrés et que la multiplication des fentes et leur extrême complication sont en partie des processus secondaires ou, si l'on veut, une spécialisation ; c'est d'ailleurs en raison de ses nombreux caractères atypiques que l'on a placé (Sewertzoff en particulier) cet animal sur un rameau divergent de l'arbre généalogique des Vertébrés.

D'après des travaux classiques, voici ce que l'on voit chez l'embryon : alors que le coelome occupe encore toute la place entre l'ectoderme et l'endoderme, apparaissent bilatéralement, à la racine des métapleures, des invaginations métamériques de l'ectoderme ventral ; chacune s'enfonce ventro-dorsalement entre l'ectoderme et l'endoderme en refoulant et réduisant la cavité coelomique ; elles s'interposent ainsi entre l'ectoderme et l'intestin antérieur ; puis elles se confondent et forment à droite et à gauche une vaste cavité péri-intestinale ; le feuillet externe de cette cavité s'accôle à l'ectoderme, acquiert la valeur d'une somatopleure où prolifèrent les glandes génitales et les néphridies ; son feuillet interne s'accôle à l'endoderme et au niveau des fentes branchiales se met en continuité avec lui ; la cavité devient ainsi péribranchiale et communique avec l'intestin pharyngien ; ses ouvertures extérieures, ventrales, disparaissent, sauf une qui forme le pore abdominal.

L'intestin présente d'abord des fentes branchiales primaires (90) entre lesquelles sont des arcs primaires ; puis, de la commissure dorsale de chaque fente, descend une « languette » qui s'étend jusqu'à la commissure ventrale ; dans ce processus le squelette,

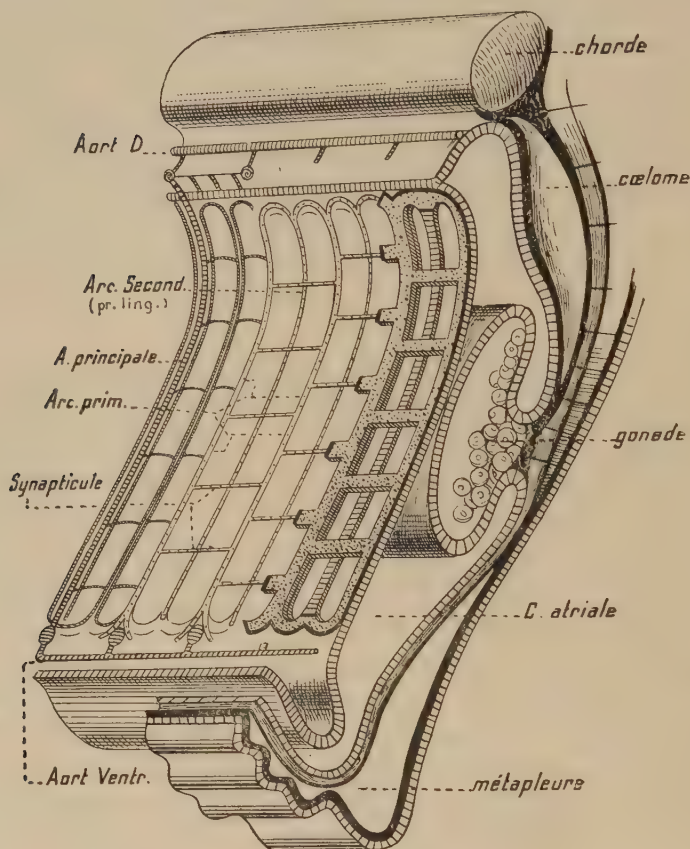


Fig. 3. — Section sagittale du corps de l'Amphioxus, vue endo-pharyngée (schématique)

En allant de gauche à droite : dans la cavité atriale, la section de la gonade ; en dedans, la vue du tamis branchial, recouvert de la muqueuse, puis son squelette (arc primaire, processus linguiforme, synapticle), enfin ses vaisseaux (3 dans l'arc primaire, 2 dans l'arc secondaire).

histologiquement très rudimentaire, se prolonge ; le nombre des fentes et arcs va donc doubler (180) bilatéralement ; enfin des processus (synapticules) perpendiculaires aux précédents se formeront d'un bord à l'autre des fentes nouvelles, transformant la paroi

pharyngienne en un vaste « tamis ». Arcs primaires, secondaires et synapticules sont parcourus par des vaisseaux peu ramifiés (fig. 3).

Cette conformation branchiale, très différente de celle des Vertébrés, est sans doute en rapport avec les conditions de vie précitées de l'*Amphioxus* ; son existence dans le sable, peu active, n'exige, dit-on, pas une très grande surface respiratoire, mais il ne pas oublier que chez l'*Amphioxus* (comme chez l'*Acrania primitiva*) les fentes branchiales jouent un rôle mixte : *respiratoire et nutritif* (Ayers, 1890) et, d'après la structure de l'épithélium qui les tapisse, en réalité seule la paroi extérieure (atriale) est respiratoire.

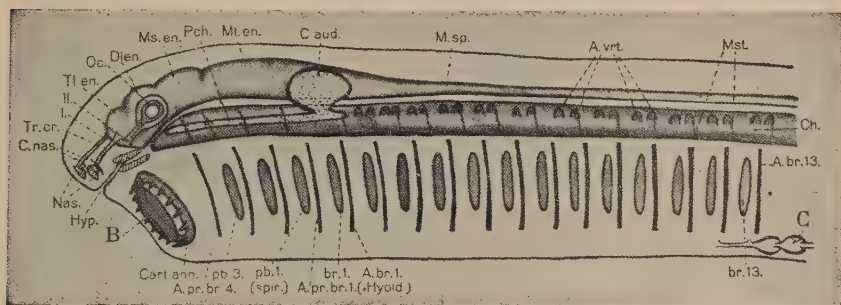


Fig. 4. — Hypothétique Protocraniote, d'après Sewertzoff

16 fentes viscérales toutes branchiales, Prbr 3 à Br 13 ; apparition d'un squelette cranien (paléocrâne cartilagineux indivis). Arc Prbr 4 à arc br 13, Nas : fossette olfactive. CNas : capsule nasale.

*Ce rôle mixte de l'appareil branchial explique son grand développement à l'origine des Vertébrés ; il se modifiera en même temps que diminuera le nombre des fentes branchiales dans les classes plus évoluées ; la fonction respiratoire augmentera, prévaudra ; elle deviendra exclusive ou presque exclusive dans la partie moyenne et caudale de l'appareil branchial tandis qu'elle s'effacera dans la partie crâniale, partie qui, selon les conceptions de Sewertzoff, va : et se grandement réduire, et se spécialiser dans une autre direction. Même chez l'*Amphioxus* il y a déjà un indice de ces transformations puisque la première poche viscérale reste rudimentaire et ne se perfore pas (Willey, 1894).*

Agnathes crâniens

PROTOCRANIOTE. — Entre l'*Acrania primitiva* et les Vertébrés il faut supposer une longue évolution dans laquelle on a essayé de définir un type hypothétique, le *Protocraniote*, qui, d'après Sewertzoff, peut être caractérisé ainsi (fig. 4) :

Vie aquatique nectonique active ; peau encore lisse, comme chez l'*Amphioxus*, mais stratifiée ; cerveau rudimentaire mais formé de vésicules nettes (*métencéphale, mésencéphale, diencéphale, télencéphale*) ; véritables organes des sens (*vésicules nasales, auditives, oculaires, épiphysaire*) ; sac hypophysaire ectodermique débouchant entre les orifices nasaux et buccal ; orifice buccal agnathe et édenté ; 17 fentes viscérales environ, toutes « branchiales » ; arcs branchiaux encore dépourvus de lamelles ; apparition d'un système circulatoire *cardiaque*.

Le squelette est principalement représenté par la notochorde qui s'étend moins en avant que chez l'*Amphioxus*, jusqu'à l'hypophyse seulement, disposition qui sera désormais caractéristique de tous les CRANIOTES. Comme chez l'*Ammocète*, il y a de vagues rudiments d'*arcs vertébraux* neuraux (A. vrt.) dans le tronc. En avant s'est ébauché un *neurocrâne* : deux *tiges parachordales cartilagineuses* (P. ch.), indépendantes, flanquent la chorde, la renforcent au-dessous de la partie postéro-moyenne du cerveau et sont unies chacune en arrière avec une *capsule otique cartilagineuse* (fig. 5). Sewertzoff admet aussi que deux bâtonnets cartilagineux préchordaux, indépendants, *trabeculae cranii* (Tr. cr.) sont apparus discrètement de part et d'autres de l'hypophyse, sous l'extrémité antérieure du cerveau et aussi deux ébauches de capsules nasales (C. nas.). Dans la région splanchnique céphalique on trouve encore un anneau péri-buccal chondroïde (Cart. ann.) et, à sa suite, les *arcs branchiaux cartilagineux non-subdivisés*.

Il est important de noter les suppositions suivantes de Sewert-zoff relatives à l'innervation de ces arcs, suppositions basées évidemment sur ce que nous apprennent les embryons d'êtres plus évolués :

- Arc 1..... n. ophtalmicus profundus (V_1) ;
- Arc 2..... n. maxillaris (V_2) ;
- Arc 3..... n. mandibularis (V_3) ;
- Arc 4..... n. hyomandibularis (VII) ;
- Arc 5..... n. glossopharyngien (IX) ;
- Arc 6..... n. pneumogastrique (X_1) ;
- Arc 7 etc.... n. pneumogastrique (X_2 , etc.).

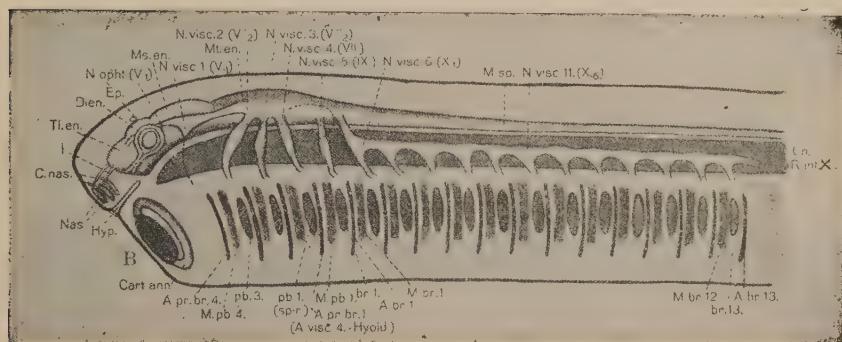


Fig. 5. — Le même, sans les cartilages craniens et vertébraux, mais avec les ganglions nerveux viscéraux et les m. arcuaux.

Les nerfs sont numérotés d'avant en arrière (1, 2, 3, etc.) et aussi suivant le numéro qu'ils portent (chiffres romains) chez les Mammifères. Hypophyse.

Nous venons d'énumérer les arcs d'avant en arrière. Sewert-zoff se sert, pour numérotter les arcs et fentes viscérales, d'une nomenclature plus pratique et précise dont nous devons immédiatement donner la clef : un arc est défini par son nerf ; chez tous les CRANIOTES l'arc innervé par le nerf IX ainsi que les suivants (sauf le dernier) sont toujours « branchiaux », c'est-à-dire, lorsqu'ils persistent et deviennent fonctionnels, porteurs de branchies. Ces arcs seront appelés (ainsi que les fentes qui les précèdent) « *branchiaux* » et désignés : Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5, etc..., cranio-caudalement ; les arcs précédant Br 1 seront appelés (quelle que

soit leur spécialisation, branchiale ou autre) « *prébranchiaux* » et désignés caudo-cranialement comme leurs fentes : Prbr 1, Prbr 2, etc...

La formule arcuale branchiale du *Protocraniote*, par exemple, est *comparativement* aux autres CRANIOTES (car il est bien entendu que chez lui tous les arcs sont encore « branchiaux »), la suivante (fig. 5) :

- Prbr 4..... nerf ophtalmicus profundus (V₁) ;
- Prbr 3..... n. maxillaris (V₂) ;
- Prbr 2..... n. mandibularis (V₃) ;
- Prbr 1..... n. hyomandibularis (VII) ;
- Br 1..... n. glossopharyngien (IX) ;
- Br 2..... n. pneumogastrique (X₁) ;
- Br 3..... n. pneumogastrique (X₂) ;
- Br 4, etc., jusqu'à 13.. n. pneumogastrique (X₃ à 12).

Les nerfs V et X sont des complexes.

Les numéros donnés à tous ces nerfs sont ceux qui seront employés plus tard chez les GNATHOSTOMES ; ils sont appliqués ici par comparaison, par didactisme, mais ne conviennent théoriquement pas.

Ces suppositions sont grosses de conséquence puisque les arcs seront homologuables, d'une classe à l'autre, surtout d'après leur innervation ; autrement dit, l'arc innervé par le n. mandibularis devient l'homologue de l'arc mandibulaire des futurs Vertébrés et l'arc innervé par le VII l'homologue de l'arc hyal.

De cet ancêtre hypothétique (bâti avec ce que nous apprennent les Cyclostomes, leurs embryons et ceux des autres CRANIOTES) se seraient détachés les ancêtres des ENTOBRANCHIATES et ceux des ECTOBRANCHIATES.

Le rameau des ENTOBRANCHIATES est, dans le phylum des Vertébrés, un rameau divergent (comme celui des BRANCHIOSTOMATIDES) qui conduit aux Ostracodermes, Cyclostomes et s'y arrête.

Le rameau des ECTOBRANCHIATES au contraire, se poursuit jusqu'aux GNATHOSTOMES (fig. 2).

PROTOENTOBANCHIATE. — Les **ENTOBANCHIATES** (Cyclostomes, Ostracodermes) sont ainsi nommés parce que leurs lamelles « branchiales », leurs nerfs et vaisseaux branchiaux, sont situés *en dedans* de l'arc squelettique homonyme, disposition inverse de celle des **ECTOBRANCHIATES** (Poissons, etc...) ; il y a chez eux, suivant l'expression de Vialleton (1911) « intériorisation » de l'appareil branchial.

Le *Protoentobranchiate* est l'ancêtre hypothétique du rameau divergent des Cyclostomes et Ostracodermes, ces derniers étant totalement éteints.

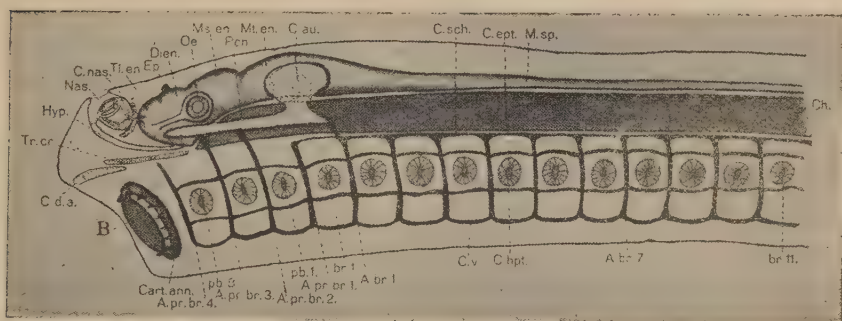


Fig. 6. — Hypothétique Protoentobranchiate, d'après Sewertzoff

Fentes viscérales très nombreuses et toutes branchiales, arcs viscéraux indivis et reliés entre eux par 4 séries de commissures longitudinales (subchordale ou dorsale, épitrématique, hypotrématique, ventrale). Evolution spéciale de la région bucco-naso-hypophysaire. Cda : cartilage dorsal antérieur ; Cna : capsule nasale cartilagineuse ; Nas et Hyp : canal hypophysaire.

Sewertzoff donne au *Protoentobranchiate* une grande partie des caractères de son *Protocraniote* (Système nerveux central, organe des sens, squelette neuro-cranien ; il y a encore un nombre élevé de fentes viscérales, toutes « branchiales » ; elles sont immédiatement mixtes, Cf. p. 15) ; la première se trouve toujours immédiatement en arrière de la bouche ; la bouche est immobile, garnie de cirrhes, soutenue par un anneau cartilagineux ; l'apport alimentaire est donc encore passif) (fig. 6).

Mais il y a des caractères tout à fait spéciaux et nouveaux :

a) Une des particularités des ENTOBRANCHIATES est l'orientation du *canal hypophysaire* et la position de son orifice ectodermique. Chez les ECTOBRANCHIATES ce canal est dirigé de haut en bas et s'ouvre soit au-dessus et en avant de l'orifice buccal (*Protocraniote*), soit au-dessus et en arrière de lui (autres Vertébrés). Ici d'après le développement de l'*Ammocète*, par suite de l'hyperdéveloppement secondaire de l'ectoderme supra-buccal ou bucco-hypophysaire (comparer avec le *Protocraniote*, fig. 4), l'orifice est repoussé, au cours de l'ontogénèse, d'abord plus haut et en avant, puis à l'extrémité céphalique et enfin est rejeté sur la face dorsale de la partie antérieure de la tête ; le canal pivote en même temps et devient orienté de bas en haut. La fossette olfactive (préhypophysaire chez l'*Amphioxus* (Legros), chez le *Protocraniote*, chez l'embryon de l'*Ammocète*) est entraînée dans cette migration et se trouve reportée, dorsalement, sur le bord postérieur de l'orifice hypophysaire (canal naso-hypophysaire). Cette disposition extraordinaire a été le point de départ de beaucoup de spéculations hardies relatives à l'origine de la bouche (Beard, Kupffer cités par Vialleton, 1911), mais il semble, surtout à la lumière des théories exposées ici, que ce déplacement du canal hypophysaire chez les ENTOBRANCHIATES soit simplement une conséquence du développement extrême de la partie bucco-hypophysaire de la fossette buccale primitive ; cette fossette est le vrai « paléostome » et l'hypothèse de Van Wijhe (Cf. en note, p. 10) tombe en même temps que celle de Kupffer. Ajoutons que la position du sac hypophysaire des ENTOBRANCHIATES, reste inexpliquée. Comme conséquence du développement spécial du rostre des ENTOBRANCHIATES, la bouche semble se déplacer en avant et le cerveau en arrière alors que ce sera l'inverse chez les ECTOBRANCHIATES.

b) L'épithélium branchial est endodermique, entobranchial et, de plus, plissé en *lamelles* (augmentation de la surface respiratoire) alors qu'il était jusqu'ici plat, ectodermique, ectobranchial.

Entre *tous* les arcs squelettiques viscéraux apparaissent des *commissures longitudinales* (corbeille branchiale) qui rappellent les *synapticules* de l'*Amphioxus*.

Du PROTOENTOBANCHIATE se sont détachés deux rameaux (°) : d'une part, les *Ostracodermes* (si bien étudiés par Stensio, 1927) ; d'autre part, le *Protocyclostome*, type hypothétique (Sewertzoff) qui conduit aux *Cyclostomes* représentés aujourd'hui par les *Pétromyzontidés* (*Pétromyzon* dont la larve est l'*Ammocète*) et les *Myxinoïdés* (*Myxine*, *Paramyxine*, *Bdellostoma*) ; ces derniers ont des organes plus primitifs (ou plus régressés) que *Pétromyzon*,

* *
#

(°) Pour Stensio, la filiation des Entobranchiates n'est pas celle imaginée par Sewertzoff ; pour Stensio, le Protoentobranchiate donne deux rameaux divergents ; d'une part, les Osteotrachi, Anaspidei et Pétromyzon ; d'autre part, les Heterotrachi et les Myxinoïdes.

OSTRACODERMES. — Les *Ostéotraci* (parmi les Ostracodermes) mènent une vie libre, benthonique. Ils ont ce caractère curieux de présenter déjà un squelette superficiel osseux très développé malgré leur situation phylétique primitive (Stensio) ; en particulier ils ont une sorte de bouclier osseux périencéphalique, des écailles osseuses péri-buccales (remplaçant l'anneau péri-buccal cartilagineux) (Kiaer), quoiqu'ils soient encore des agnathes, ceci indique un mode d'apport alimentaire plus actif que dans les formes précédentes et plus actif aussi que chez leurs voisins les Cyclostomes.

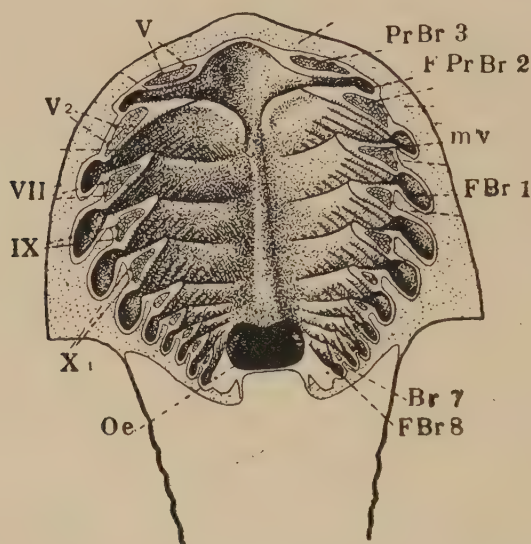


Fig. 7. — *Kiaeraspis* (Ostracoderme), coupe horizontale ; vue du plancher bucopharyngé (Stensio in Sewertzoff).

10 fentes viscérales, toutes branchiales (Fe Prbr 2 à Fe Br 8) et 10 arcs (Prbr 3 à Br 7) ; mv : muscles arcuaux.

A noter encore dans la région céphalique : la présence d'un œil pinéal, l'existence de deux canaux semi-circulaires, la position dorsale du sac naso-hypophysaire et postéro-latéralement la présence d'organes électriques (Stensio).

Parmi eux, *Kiaeraspis* possédait 10 fentes viscérales définitives ; le 4^e arc était innervé par le nerf IX et correspondait donc à Br 1 des autres Vertébrés ; en avant de l'arc Br 1 existaient 3 fentes (Br 1, Prbr 1 et 2) fonctionnellement branchiales (Stensio) (fig. 7).

PROTOCYCLOSTOME. — Puisque les *Ostéotraci* diffèrent par ces caractères d'avec les *Cyclostomes*, il faut imaginer entre l'ENTOBRANCHIATE primitif et les *Cyclostomes*, un hypothétique *Protocyclostome* : bornons-nous à dire, d'après Sewertzoff, qu'il conservera un anneau péri-buccal cartilagineux, qu'il n'aura aucune trace d'ossification, que déjà ses arcs viscéraux les plus antérieurs (Prbr 2) commenceront à se modifier, pré-adaptation à la bouche des *Cyclostomes*.

*
* *

CYCLOSTOMES. — Ce sont des êtres semi-parasites, vivant surtout dans la vase, se fixant à leurs proies mortes ou vivantes par un orifice buccal muni de *dents* cornées et les suçant. Ils sont, en raison de leur genre de vie, très spécialisés et s'écartent beaucoup, à l'état adulte et même durant leur développement (Vialleton, 1911), du plan général des Vertébrés. Ils sont cependant fort utiles à étudier parce qu'existent chez eux un grand nombre de caractères primitifs propres à aider à reconstruire l'évolution des Vertébrés, à nous laisser entrevoir leurs origines.

Parmi les caractères qui nous intéressent, il y a un système circulatoire cardiaque.

Comme chez les *Ostéotraci*, l'encéphale est bâti sur le plan de celui des Vertébrés typiques (métencéphale avec (*Pétromyzon*) ou sans (*Myxine*) *cervelet*, mésencéphale, diencéphale, télencéphale avec (*Pétromyzon*) ou sans (*Myxine*) *hémisphères*. Il y a dix paires de nerfs craniens (les dix premières des autres Vertébrés). Les organes des sens sont représentés par un double sac olfactif ouvert dans le *canal naso-hypophysaire* (monorhinie), par deux vésicules oculaires plus ou moins atrophiées par le parasitisme et la vie dans la vase, par deux vésicules auditives avec un (*Myxine*) ou deux (*Pétromyzon*) *canaux semi-circulaires*. Le sac hypophysaire a la position typique des ENTOBRANCHIATES (Cf. p. 18).

La chorde, quoiqu'encore très développée, n'a plus un rôle de soutien exclusif ; elle s'arrête au cul de sac hypophysaire. Tout le reste du squelette est cartilagineux (hyalin ou muqueux). Il y a des rudiments d'*arcs neuraux vertébraux* (Schauinsland, 1905).

Le neurocrâne est parmi tous les CRANIOTES connus le plus primitif : d'origine entièrement somitique (Koltzoff, Sewertzoff), il est essentiellement constitué par une paire de cartilages parachordaux soudés entre eux au niveau de l'extrémité de la chorde, puis divergeant et se réunissant à nouveau bien au-devant de la chorde, sous le cerveau antérieur, formant ainsi une sorte de raquette dont le manche serait en quelque sorte incomplètement

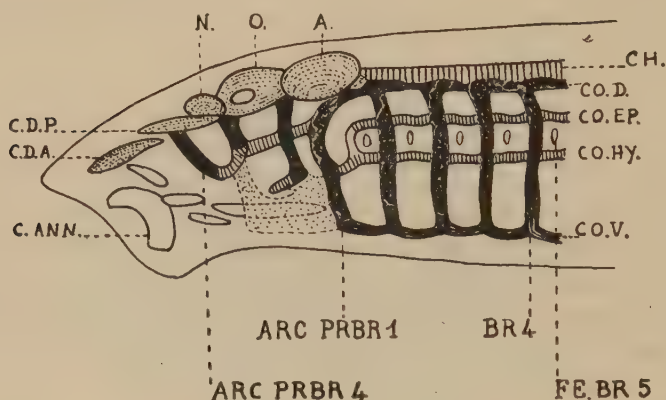


Fig. 8. — Squelette céphalique de *Pétromyzon planeri*.

Vue gauche schématique (Sewertzoff). En noir : arcs et commissures longitudinales ventrale et dorsale. — En strié: chorde et commissures épi, et hypotrématrique. — En pointillé: cartilages auditif (A), orbitaire (O), nasal (N), dorsal ant. et post. (CDA, CDP). — En clair : d'avant en arrière : cart. annulaire (CAnn), latéral antérieur styliforme, médio-ventral, lingual (en partie masqué par une plaque mésenchymateuse). — Arcs Prbr 4, 3, 2, 1 ; Br 1, 2, 3, 4. — Fentes Br 1, 2, 3, 4, 5 (Fe Br 5).

fendu longitudinalement ; le cercle antérieur de la raquette, latéralement sous-oculaire, a été souvent appelé trabeculae cranii (Parker, 1883) mais Sewertzoff (1916) rejette complètement cette homologie. Au manche de cette raquette est soudée bilatéralement une capsule optique précédée d'un cartilage alisphénoïde ou orbitaire. Au-devant de cette raquette se tient indépendante la capsule olfactive impaire. Enfin, en arrière, il n'y a pas de région occipitale ; c'est un *paléocrâne* (Fürbringer, Brachet, 1921) dont le dernier nerf est le X (fig. 8).

Dans la région précérébrale, prénaso-hypophysaire ou rostrale, il y a deux cartilages dorsaux antérieur et postérieur ; le postérieur représenterait pour Sewertzoff une forme atypiquement placée et développée de *trabeculae cranii*.

Dans la région péri-buccale il y a des formations cartilagineuses qui appartiennent à l'appareil viscéral et dont il sera question plus loin (Cf. p. 28), mais il y a aussi des pièces cartilagineuses très difficiles à interpréter comparativement aux autres Vertébrés (Cf. p. 29). Dans la cavité buccale fonctionne une *langue*, organe absent chez les animaux précédents, qui joue un rôle important dans la succion et aussi dans la préhension puisque, comme la bouche (*Pétromyzon*, *Myxine*), elle peut être garnie de dents (*Myxine*) ; (cependant, chez l'*Ammocète*, dents et langue n'existent pas (Vialleton).

La région pharyngienne a une disposition spéciale et nouvelle : purement « branchiale », c'est-à-dire respiratoire dans ses parties latéro-ventrales, purement intestinale, œsophagienne, médio-dorsalement. Chez *Pétromyzon* les lamelles branchiales ou branchies, « intériorisées », occupent la plus grande partie latérale de la cavité pharyngienne primitive ; elles sont logées dans des sacs ou « bourses » branchiaux qui s'ouvrent (oscles) d'une part dans un passage médian, étroit, tubulaire (bronche) et, d'autre part, à l'extérieur, seulement par un petit orifice arrondi (spiracule) visible à la partie moyenne du flanc de l'animal (le mot « fente » branchiale n'est donc pas ici une image juste). Sur une coupe transversale de la région (Cf. fig. 50, in-8°, Vialleton, 1911), on voit bilatéralement les sacs branchiaux et médianement, d'arrière en avant : l'aorte ventrale, le tube pharyngo-branchial, le tube pharyngo-oesophagien, l'aorte dorsale, puis la chorde, etc. Il y a donc dans le pharynx *séparation de la région alimentaire et de la région respiratoire*.

Il y a des différences dans l'architecture pharyngienne entre les espèces de *Cyclostomes* ; nous n'avons pas à les décrire, disons simplement que, si singulières soient-elles (*Myxine*), elles ne rompent pas d'homogénéité du plan général de construction des *Cyclostomes* et ont été assez bien expliquées (Dean, Goodrich, 1931).

Le nombre de fentes branchiales est variable d'une espèce à l'autre (6 à 15) et même dans une même espèce (*Bdellostoma* St.) (Vialleton, 1911). Il varie aussi de l'état larvaire à l'état adulte.

Les arcs « branchiaux » (Br) contiennent chacun, dans leur partie externe, une pièce cartilagineuse, *non-subdivisée*, beaucoup plus longue dorso-ventralement que les sacs branchiaux ; cet arc squelettique est uni au suivant par des processus longitudinaux disposés sur 4 étages (*commissures médiane ou ventrale ou corpulaire ; hypotrématique ; épitrématique ; dorsale ou hypochordale* ; cette dernière est unie soit à la chorde, soit plus en avant aux cartilages parachordaux du neurocrâne) ; le tout forme une cage d'un seul tenant mais élastique (*Pétromyzon*) ; les orifices branchiaux (spiracules) sont placés entre les commissures épi et hypotrématiques (fig. 8).

* *
*

Homologies des Cyclostomes avec les Gnathostomes

Bien qu'il y ait de grosses différences entre l'appareil viscéral des Cyclostomes et celui des autres CRANIOTES, on a essayé d'homologuer l'ensemble et les pièces des uns et des autres.

a) A l'encontre de l'homologie d'ensemble, il semble que l'on pourrait arguer des divergences importantes qui existent dans le groupe lui-même quoique toutes les espèces n'en gardent pas moins des traits communs fondamentaux (leurs entobranchies, par exemple, leur paléocrâne, l'étrange disposition de leur canal naso-hypophysaire, etc.).

On a beaucoup discuté sur les caractères endo et ectobranchiaux, ce sont là deux dispositions topographiquement très distinctes et qui seraient plus importantes encore dans la systématique si l'entobranchialisation s'étendait en dehors du groupe restreint

des Cyclostomes et des Ostracodermes. Quelle est la valeur génétique de ce caractère ? Beaucoup d'auteurs pensent que tout épithélium branchial, quelle que soit sa position définitive, est ontogénétiquement d'origine endodermique (Greil, Vialleton, 1911 ; Brachet, 1921) ; l'ectobranchie ne se formerait que par refoulement de l'ectoderme par l'endoderme ou même (Greil), opinion très critiquée, par recouvrement (substitution) secondaire du premier par le second. Cependant, l'opinion inverse a été défendue (Goette (1901), Marcus (1910), Jacobshagen (1911), Ekman (1922), Sewertzoff (1923), Nierstrass (1927), Nikuljugin (1930), Gerhardt (1932). Chez les Gnathostomes l'origine ectodermique semble la plus probable (Kellicott, Kerr, 1919) ; elle est très nette chez *Acipenser* (Goette, 1907) ; peut-être même n'est-il pas impossible qu'il en soit ainsi, malgré leurs apparences, chez les Cyclostomes (Goodrich, 1931). Mais l'opinion la plus sage est encore de garder les conclusions de Goette, c'est-à-dire l'origine endodermique chez les ENTOBRANCHIATES, ectodermique chez les GNATHOSTOMES (Sewertzoff, 1916 ; Goodrich, 1931).

Quelle que soit l'opinion que l'on accepte, on ne saurait nier l'homologie de l'ensemble de l'appareil branchial des Cyclostomes avec celui des autres Vertébrés (Dohrn, 1884) ; au début de leur formation, les poches viscérales de l'Ammocète ne diffèrent en rien, malgré leur grande spécialisation ultérieure, de celles d'un Sélacien.

b) Dans les détails l'homologie est plus difficile :

Pour homologuer les fentes ou poches viscérales d'un groupe à l'autre, il semblerait suffisant d'en déterminer une ou deux, à condition d'être bien certain que ces organes successifs ne peuvent varier numériquement que par leurs extrêmes (caudal et cranial), qu'il ne peut pas en naître ou en disparaître dans la région intermédiaire. Disons tout de suite que cette condition n'est pas absolument certaine ; des auteurs en ont vu l'incertitude non seulement pour les arcs viscéraux et leurs nerfs viscéraux mais aussi pour les somites et leurs nerfs somitiques. Il est sûr, par exemple, qu'une poche viscérale peut disparaître alors que les arcs qui l'encadrent persistent (il en est ainsi pour la première poche (Prbr 1) chez les embryons de beaucoup de CRANIOTES) ; mais dans ce cas la persistance des arcs limitrophes suffit à rétablir le plan initial. Le pro-

blème devient plus ardu si l'on admet qu'outre la poche l'arc homonyme disparaît alors que les muscles et nerfs correspondants persistent ; mais ceux-ci sont alors plus ou moins modifiés et mélangés aux éléments voisins : Vialleton (1911) et Brachet (1921) pensent qu'il en est ainsi pour la première poche et arc (Prbr 1) des Cyclostomes ; la première poche (la plus craniale) chez l'*Ammocète* n'est que transitoire (quoique, suivant Scott (1880), Dohrn (1884), il en persisterait une petite trace épithéliale donnant une vésicule sensoreille ciliée (organe de A. Schneider). Pour la majorité des auteurs, pour Goodrich, Sewertzoff, cette première poche viscérale, très nette mais transitoire chez l'embryon de *Pétromyzon*, serait homologue de la fente hyomandibulaire des autres Vertébrés. Le problème de la régression d'arcs et de fentes viscérales s'est surtout posé pour les extrémités craniale et caudale de l'appareil viscéral ; elle n'y fait pas doute ; les tentatives (Van Wijhe, Dohrn) faites pour supposer la disparition de branchiomère au milieu de l'appareil viscéral ont été toujours vivement critiquées ; nous aurons à les envisager dans le cours de ce travail.

Un problème important est celui de la « complexité » d'un nerf : théoriquement, chaque branchiomère a son nerf viscéral moteur ; si l'arc disparaît, ou même s'il ne disparaît pas, la disposition primitive rigoureusement métamérique de sa racine nerveuse persistante peut s'effacer, le nerf peut s'unir avec celui d'un ou d'autres branchiomères, son ganglion peut se confondre avec un ou des ganglions voisins ; c'est ainsi que, dans la région céphalique antérieure, le nerf trijumeau (V) avec son ganglion est considéré, par la majorité des auteurs, comme un complexe de nerfs et de ganglions viscéraux primitivement indépendants mais secondairement (même chez les embryons de *Cyclostomes*) centralisés ; on décrit généralement au moins 3 nerfs viscéraux dans le nerf V des Gnathostomes (ophtalmicus (V_1), maxillaris (V_2), mandibularis (V_3) ; un autre exemple de « complexité » est fourni par le pneumogastrique, complexité d'autant plus surprenante que ce nerf se distribue à un très grand nombre d'arcs branchiaux parfaitement développés et individualisés ; on dénomme cranio-caudalement les pneumogastriques : X_1 , X_2 , X_3 , X_4 , X_5 , etc...

Ces considérations sont importantes ; presque tout le problème de l'évolution de l'appareil branchial est basé sur elles ; toutes les conceptions qui se heurtent, d'un auteur à l'autre, en découlent.

Parmi ces conceptions nous avons fait la plus grande place à celle de Sewertzoff :

On a déjà vu que l'idée générale qui y préside est que l'appareil viscéral des Prévertébrés occupe un champ beaucoup plus grand qu'il n'aura dans la suite du phylum ; l'*Amphioxus* nous le démontre : la moitié de son corps est branchialisée ; chez les embryons de Vertébrés aquatiques le nombre de fentes est toujours plus grand que chez l'adulte ; chez *Bdellostoma* (Price, 1896) il se réduit même de moitié. Cette extension primitive est due à plusieurs causes dont les plus importantes sont : le rôle mixte (respiratoire et alimentaire) de cet appareil et la faible différenciation de son épithélium respiratoire ; chez l'*Amphioxus* cet épithélium « branchial » est plat et, malgré les 180 paires de fentes branchiales, la surface respiratoire n'est pas énorme. Chez les ENTOBRANCHIATES et chez les ECTOBRANCHIATES, le plissement (lamelles) de cet épithélium va centupler la puissance respiratoire de chaque arc ; avec moins de 20 paires de fentes, mais avec une meilleure organisation morphologique — amélioration qui ne peut se faire sans disjonction des deux fonctions susdites — l'appareil branchial verra augmenter considérablement sa potentialité. Chez les Sélaciens (dont la vie est excessivement active) le nombre de fentes n'excède pas 7 (*Heptanchus*).

Pour Sewertzoff, toutes les fentes et arcs ont d'abord été semblables morphologiquement et fonctionnellement, la bouche était alors un simple orifice à parois passives (*Amphioxus*) et son seul squelette était un anneau d'un tissu peu différencié. Ultérieurement cette passivité buccale va disparaître (début chez les Ostéotrachi et Cyclostomes). L'activité des parois buccales entraînera des modifications ; les premières fentes viscérales ne s'ouvriront plus, puis s'effaceront ; leurs arcs disparaîtront en partie, en partie aussi s'adapteront et même s'hypertrophieront (mâchoires des GNATHOSTOMES) tandis que l'anneau péribuccal ne se formera plus ; à côté de ces changements squelettiques, les précédant certainement, non moins importantes sont les modifications musculaires.

En résumé, l'évolution de l'appareil viscéral céphalique comprend une réduction des fentes et arcs les plus caudaux et les plus craniaux mais aussi une adaptation (muscles et squelette), à des fonctions de *préhension*, des plus antérieurs parmi ceux qui persistent.

La conception de Sewertzoff s'oppose à d'autres ; quand on lit, par exemple, le traité d'embryologie de Brachet (1921), on voit cet auteur nous représenter le développement de l'appareil branchial en sens inverse de celui qui vient d'être dit : pour Brachet il n'est pas question d'arcs prémandibulaires et encore moins de régression des fentes et arcs les plus caudaux, mais au contraire d'une extension de l'appareil branchial de la tête en arrière ; il fait marcher de pair l'occipitalisation des somites troncaux avec la branchialisation du tronc et son envahissement par les nerfs crâniens. L'ontogénèse semble lui donner raison mais, quoiqu'il en dise, l'anatomie comparée ne vient pas à son appui. La question nous dépasse et dépasse trop notre sujet pour que nous nous engageons plus avant.

Chez les Cyclostomes la bouche, quoique encore agnathe, montre déjà une assez grande activité, elle ne *prend* pas mais elle peut se fixer sur la proie par des dents cornées et par l'action d'une langue qui suce et qui fonctionne comme un piston, faisant de cette bouche une ventouse. Chez ces animaux, chez leurs ancêtres immédiats, il y a déjà une régression de fentes et arcs antérieurs, d'après Sewertzoff ; voici la formule arcuale théorique qu'il en donne ; c'est la même que celle du *Protocraniote* (p. 16) :

Prbr 4, Prbr 3, Prbr 2, Prbr 1, Br 1 à Br 7.

Mais alors que chez le *Protocraniote* hypothétique toutes les fentes persistaient, chez les Cyclostomes les fentes Prbr 4, 3, 2 n'apparaissent jamais, seule la fente Prbr 1 a été observée par tous les auteurs au début du développement de *Pétromyzon* mais elle ne s'ouvre pas et s'atrophie (Dohrn, 1886). Chez la *Lamproie* adulte la formule définitive des fentes est, sans conteste :

Br 1, Br 2, 3, 4, 5, 6, 7.

Quant aux arcs, c'est par un persévérant travail que Sewertzoff est parvenu à les retrouver et à les identifier. La figure 8 nous évitera une longue description : l'arc Br 1 ne soulève aucune discussion. L'arc Prbr 1 (extrahyal de Parker) est sans doute l'homologue de l'arc hyal des Gnathostomes ; il fait déjà partie (ainsi que les arcs dont nous allons parler) du squelette péribuccal. L'arc Prbr 2 (processus styloideus et épihyal, Parker ; arc hyal,

Gegenbaur, 1898 ; Wiedersheim, 1882-1902 ; Kingsley, 1912) est l'homologue de l'arc mandibulaire des GNATHOSTOMES et est atrophié dans sa partie ventrale. L'arc Prbr 3 n'est représenté que par son extrémité dorsale et il en est de même de Prbr 4 (cartilage latéral post. ; cart. labial, Parker ; cart. de Meckel, Huxley, 1876, Howes, 1891). Les cartilages péri-buccaux représentés en clair n'appartiennent pas au squelette branchial primitif (cartilage annulaire péri-buccal) ou sont impossibles à homologuer. (Dans son travail de 1916, Sewertzoff reconnaissait un Prbr 5 dans le cart. lat. ant., mais il semble y avoir renoncé depuis).

L'arc Prbr 4 est soudé au cartilage dorsal postérieur (trabeculae cranii pour Sewertzoff). Prbr 3 et 2 ainsi que Br 1 sont soudés au neurocrâne (cart. parachordaux). Les arcs postérieurs à Br 1 sont intimement unis à la chorde. Ces unions du squelette viscéral à l'axial sont considérées par Sewertzoff comme secondaires.

Pour Sewertzoff les pièces qui joignent Prbr 4 à 3, Prbr 3 à 2, Prbr 2 à 1 sont des commissures épitrémiques, le processus ventral de Prbr 2 (processus cornual, Parker) est sa commissure hypotrématique. C'est sur cette identification de commissures que Sewertzoff se base pour dire que le *Protocyclostome* devait avoir des commissures longitudinales complètes entre tous ses arcs viscéraux. Peut-être le cartilage lingual est-il le dérivé, très modifié, de commissures ventrales (Sewertzoff, 1916).

Les homologies précédentes sont basées sur la forme, la situation, les rapports, le développement des pièces cartilagineuses ; elles sont aussi basées sur leurs connexions nerveuses : Br 2 à 7 sont desservis chacun par un nerf pneumogastrique. Br 1 est en rapport très net avec le nerf IX, Prbr 1 avec le nerf VII, Prbr 2 avec le nerf mandibulaire (V_3) ; les arcs Prbr 3 et 4 ne sont pas nettement en rapport avec leurs nerfs primitifs (V_2 et V_1) mais l'étude de la musculature a permis à Sewertzoff de les identifier.

Il y a des objections qui ont été formulées contre toutes ces homologies, nous ne les rapporterons pas ici ; Sewertzoff y répond avec conviction, ses nombreux travaux non seulement chez *Pétromyzon* mais aussi chez les Sélaciens lui donnent une grande autorité. Quoiqu'il en soit son mérite est d'avoir jeté une lumière nouvelle sur un squelette aussi énigmatique que celui de *Pétromyzon*. Il a surtout orienté la question des Cyclostomes dans une direction

inverse (mais certainement plus juste et plus féconde) de celle donnée par Huxley, Parker et surtout Dohrn ; pour ces derniers, les Cyclostomes (et même l'*Amphioxus*) étaient d'anciens GNATHOSTOMES, d'anciens Poissons dégénérés ; Parker et Dohrn cherchaient chez *Pétromyzon* les restes des arcs mandibulaire et hyal, c'est-à-dire ancestralement mandibulaire et hyal ; Sewertzoff y cherche, au contraire, les restes d'un arc qui n'a encore été que « branchial » mais qui est susceptible de devenir mandibulaire ou hyal.

* *
*

ECTOBRANCHIATES ANCESTRAUX. — Quittant les ENTOBRANCHIATES qui ont trop de caractères divergents pour être dans l'ascendance directe des autres Vertébrés, nous allons aborder l'étude de nouveaux successeurs du *Protocraniote* : entre lui et le *Protognathostome*, il faut supposer une longue série de transformations. Pour Sewertzoff ces précurseurs ont un mode d'apport alimentaire encore passif c'est-à-dire :

Une bouche dont les parois et le squelette cartilagineux annulaire sont presque inertes, bouche garnie de cirrhes mobiles (dont on retrouve des traces (tentacules) même chez des Ganoïdes cartilagineux). Pas encore de spécialisation des fentes et arcs antérieurs, tous étant « branchiaux ».

Par contre ils ont acquis : un *neurocrâne* cartilagineux plus étendu : un bloc parachordo-otique, en avant, s'est soudé aux trabeculae et, en arrière, s'est adjoint une nouvelle région (*néocrâne*, Fürbringer), *occipitale*, par captation de somites troncaux ; les *capsules nasales* cartilagineuses droite et gauche (amphirhinie) sont encore indépendantes du crâne. L'hypophyse n'a pas émigré dorsalement mais restera ventrale et tend au contraire à devenir sus et rétro-buccale. Au-dessus de chaque vésicule oculaire il y a un *cartilage orbitaire* ou *alisphénoïde*.

Les fentes et arcs « branchiaux » ont diminué numériquement, se sont perfectionnés dans leur architecture en même temps que leur fonction respiratoire s'est accru (vie nectonique plus active), ce perfectionnement s'est traduit :

a) Par l'apparition de *lamelles ectobranchiales* (plissement de l'épithélium respiratoire), la vascularisation devenant plus riche, l'appareil cardiaque plus puissant ;

b) Chaque arc s'est *segmenté* en 4 pièces tandis que la musculature se compliquait (fig. 9).

Retenons surtout que *tous* les arcs sont encore « branchiaux » et que chacun d'eux s'est subdivisé (c'est sur la subdivision des reliquats arcuaux Prbr des *Sélaciens* que Sewertzoff étaye ces hypothèses).

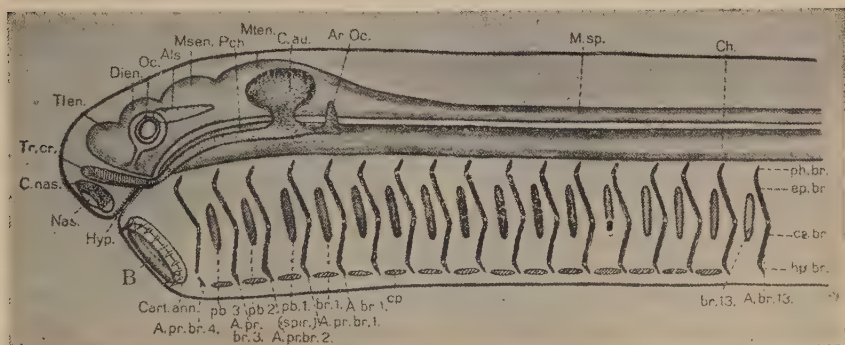


Fig. 9. — Hypothétique, Protoectobranchiate, d'après Sewertzoff

Fentes viscérales Prbr et Br très nombreuses.

Subdivision des arcs A Prbr et A br en 4, pièces, copules interbranchiomériques. — Apparition du néocrâne (arc occipital) et d'un cartilage orbitaire (Al s).

* *
*

PROTOGNATHOSTOME. — Cope (1872) a été un des premiers à comprendre l'importance du squelette péribuccal dans l'évolution des Vertébrés ; c'est lui qui divisa ceux-ci en deux groupes : les *AGNATHES* (dépourvus de mâchoires) et les *GNATHOSTOMES*. Cette division, non seulement n'a rien perdu de sa valeur mais a été renforcée par des recherches et des conceptions telles que celles de Sewertzoff. L'apparition des mâchoires marque un *temps* important dans l'Evolution, cela ne veut pas dire pour nous que celle-ci

dépend exclusivement de celle-là mais qu'elle en est pour le moins un des principaux *symptômes*, un des plus frappants. Quand on dit « évolution des mâchoires » il ne faut pas prendre ces mots à la lettre et croire qu'il ne s'agit que du squelette ; d'après ce qui a été écrit au début de ce travail et d'après des idées qui ont été bien défendues ces temps-ci (Augier, 1931), le squelette est secondaire et passif et ne saurait se transformer sans des transformations homodynames de tous les organes mous (muscles surtout) qui les commandent (par exemple, le neurocrâne est à l'image du cerveau ; les modifications du second entraînent celles du premier) ; le squelette péribuccal (mâchoires et aussi arc hyal) ne peut se modifier sans qu'aient lieu d'abord des modifications muqueu-

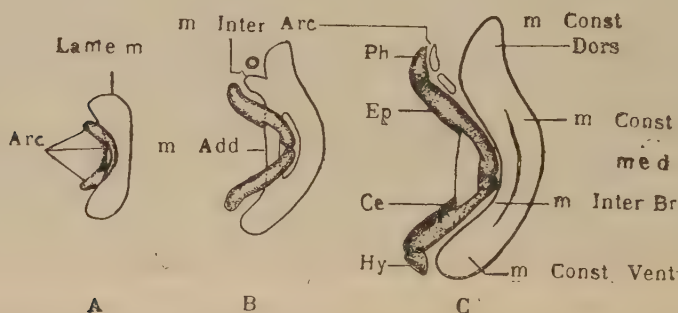


Fig. 10. — Développement squelettique mésenchymateux (en grisé) et musculaire (en clair) d'un arc branchial chez les Sélaciens (Sewertzoff).

Dédoulement de l'ébauche musculaire primitive en adducteur, constricteur, etc. — Subdivision de l'arc en 4 pièces (pharyngo, épi, cérato, hypo-branchial).

ses, musculaires, vasculaires, nerveuses de la même région. Celles-ci, en outre, sont liées à des changements à plus grande distance (par exemple, des lamelles branchiales ne peuvent pas être supposées chez l'*Acrania primitiva* parce que celui-ci n'a pas encore de circulation cardiaque, etc.).

Pour Sewertzoff l'apparition des mâchoires s'accompagne ou même est précédée (*Ostracodermes*) de modifications dans le revêtement cutané et muqueux (écailles dentées, dents placoides), dans l'appareil propulseur : nageoires caractéristiques, comme les mâchoires, d'une vie plus active, belliqueuse, rapide.

Comment peut-on s'imaginer la formation des mâchoires ?

L'*Ectobranchiate* primitif avait tous ses arcs viscéraux fonctionnellement branchiaux mais ils s'étaient déjà (Sewertzoff) subdivisés chacun en 4 pièces (énumérées dorso-ventralement) :

Pharyngobranchial (Phbr) ; *Epibranchial* (Epbr) ; *Cérato-branchial* (Cebr) ; *Hypobranchial* (Hybr) (fig. 10).

Cette formule sera désormais la formule type de l'arc branchial des Vertébrés. (Sa terminologie, très différente de celles de certains auteurs, est actuellement le plus souvent adoptée).

La formation des mâchoires est liée :

1° A la perte des fonctions « branchiales » des arcs et fentes les plus antérieurs (Prbr) ;

2° A la non-ouverture puis à la disparition de ces fentes ;

3° A la régression de certaines pièces et à l'hypertrophie des autres pièces de ces arcs ;

4° A leurs modifications d'orientation ;

5° A la transformation parallèle de leurs muscles, vaisseaux et nerfs ;

6° A l'apparition de dents sur les pièces persistantes de ces arcs ;

7° A la formation dans le champ mésobranchial et au perfectionnement d'une masse musculaire ou squeletto-musculaire, la langue (celle-ci tardive dans l'évolution).

Les deux mâchoires typiques supérieure et inférieure dérivent d'un seul arc par rapprochement et articulation perfectionnée des deux pièces principales : *épibranchial* et *cératobranchial* de cet arc.

La transformation des arcs antérieurs s'est sans doute faite progressivement ; il est probable (Sewertzoff) que primitivement le *Protognathostome* a possédé deux paires de mâchoires (Prbr 3 et Prbr 2) (fig. 10), puis la fonction de préhension s'est principalement développée sur une seule d'entr'elles, sur la mieux fixée ou fixable au crâne (Sewertzoff), la postérieure. (Il est intéressant de remarquer que chez des Poissons aussi spécialisés que les Téléostéens, certains arcs de la série Br sont très souvent munis de dents et jouent un rôle masticateur accessoire).

Pendant ces transformations l'anneau péri-buccal cartilagineux disparaît.

En définitive, les fonctions de préhension et mastication vont se localiser sur un arc préalablement segmenté et cet arc sera Prbr 2, arc dont la musculature viscérale est innervée par V_3 , c'est-à-dire *nervus mandibularis*. Les 2 segments dorsal et ventral de

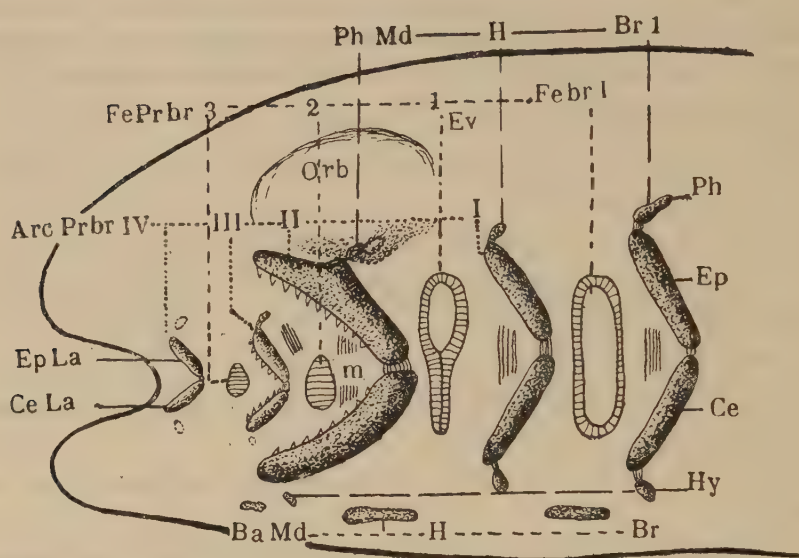


Fig. 11. — Hypothétique Protognathostome
partie antérieure de l'appareil viscéral (d'après Sewertsoff).

Atrophie des fentes, Prbr 3, 2 et 1 (Event), réduction des arcs Prbr 4 et 3 (cartilages labiaux) et adaptation des pièces moyennes de Prbr 2 aux fonctions de préhension (m. muscles adducteurs).

cet arc disparaîtront. Son cératobranchial deviendra le *cartilage de Meckel* (la mandibule) ; son épibranchial constituera le *palato-carré* ou palato-ptérygo-carré. Prbr 4 et 3 disparaîtront ou s'adapteront à des fonctions accessoires (cartilages labiaux).

Dans la suite de l'évolution (Présélaciens) le palato-carré s'inclinera fortement en avant, se placera cranialement à la mandibule, au-dessous du neurocrâne, prenant un ou plusieurs points d'appui sur la base de ce dernier (dans les régions post-orbitaire et anté-

orbitaire) ; les deux palato-carrés pourront même venir s'articuler entre eux, ventralement, s'étant allongés et ayant totalement changé d'orientation (comme chez *Clamydoselachus* par exemple). Cette émigration du palato-carré nous fait voir comment les deux pièces d'un arc, primitivement en prolongement ventro-dorsal l'une de l'autre, peuvent perdre leurs rapports initiaux et devenir l'une caudale (la ventrale), l'autre craniale et avoir toutes les apparences d'appartenir à deux arcs différents. Quand nous étudierons le palato-carré des Mammifères, nous le retrouverons (très atrophié) dans sa position primitive c'est-à-dire dorsal au Cartilage de Meckel. L'embryologie démontre parfaitement, chez tous les Vertébrés, l'origine monoarcale de ces deux pièces ; l'innervation de tous les muscles masticateurs dépend uniquement de V_3 . Quant à V_2 le nerf maxillaris et V_1 le nerf ophtalmicus, ils perdront leurs fibres motrices viscérales et deviendront uniquement sensitifs.

Mais les transformations des arcs viscéraux péri-buccaux ne se localisent pas seulement sur Prbr 4, 3, 2. Elles s'étendent aussi sur Prbr 1 ou arc hyal innervé par le nerf VII ; conséquemment la fente Prbr 1 ou hyomandibulaire tend à s'atrophier. La destinée de l'arc Prbr 1 est assez compliquée ; placé entre l'appareil masticateur et l'appareil « branchial » proprement dit (Br 1, 2, 3, etc...), l'arc hyal, chez les Vertébrés aquatiques, gardera souvent des caractères mixtes et ce mélange de caractères se traduira aussi dans sa musculature. Certaines de ses pièces disparaîtront, d'autres s'hypertrophieront : soit pour compléter (amphistylie) ou même assurer (hyostylie) la suspension neurocranienne des mâchoires, soit pour protéger (opercule) les fentes « branchiales » et surtout jouer un rôle important dans la circulation de l'eau à travers elles.

CHAPITRE II

GNATHOSTOMES A BRANCHIES

L'appareil hyo-mandibulo-branchial des Poissons

La classe des Poissons (Pisces) groupe un nombre élevé d'ordres, sous-ordres, espèces qui montrent une grande richesse dans la diversité de leur constitution organique ; nous y chercherons les principaux types architecturaux de la région qui nous occupe.

L'en-tête de ce chapitre ne traduit pas notre intention de traiter complètement l'appareil « branchial » et l'appareil masticateur mais indique simplement que l'arc hyal intermédiaire à deux régions différemment adaptées, va se spécialiser dans deux directions, nous étudierons cet arc et ces associations.

On divise les Poissons ou Ichtyoptérygiens en cartilagineux (CHONDRICHTHYES) et osseux (OSTEICHTHYES).

Les CHONDRICHTHYES, par leurs caractères généraux très primitifs, retiendront toute notre attention non seulement parce que nous devons y retrouver des restes (des preuves) de l'organisation ancestrale décrite dans les pages précédentes, mais parce qu'ils vont nous servir de base et de comparaison dans la description des autres ordres et même des autres classes. Sans être les ancêtres directs des Poissons osseux, certaines de leurs espèces fossiles

(Acanthodes) semblent très proches du prototype des premiers. Parmi les OSTEICHTHYES, les TÉLÉOSTOMES et parmi ces derniers, les TÉLÉOSTÉENS, très évolués mais très divergents (divergents de la ligne qui doit nous mener aux Tétrapodes), montreront l'épanouissement de l'architecture branchiale. Enfin, les DIPNEUSTES, moins spécialisés en général que les autres Poissons osseux, donc plus archaïques, ont subi par ailleurs une évolution nouvelle qui va retentir sur l'appareil branchial : une demi-adaptation (respiration aérienne) à la vie terrestre ; de telle sorte que nous devons y constater les indices de dispositions propres aux Tétrapodes. Nous les considérerons à part.

* *
*

1° Formule branchiale des **Chondrichthyes** et **Téléostomes**

A. — CHONDRICHTHYES. — Les PLEUROPTÉRYGIENS (*Cladodus*, *Cladoselachus*) ; les PLEURACANTHODIENS (*Pleuracanthus*) ; les ACANTHODIENS (*Diplacanthus*, *Climatus*, *Acanthodes*) ; les HOLO-CÉPHALES (*Chimaera*, *Callorhynchus*) et les SÉLACIENS sont les 5 divisions principales des Chondrichthyes. Les SÉLACIENS, les plus nombreux, se subdivisent en NOTIDANIDES (*Chlamydoselachus*, *Heptanchus*, *Hexanchus*, *Notidanus*) connus pour leurs caractères très primitifs ; HÉTÉRODONTES (*Heterodontus* ou *Cestracion*) ; SCYLLIOIDÉS (*Odontaspis*, *Pristiurus*, *Scyllium* ou *Scylliorhinus*, *Mustelus*, *Stegostoma*, *Lamna*, *Carcharias*, *Galeus*, *Zygaena*) ; SQUALIFORMES (*Laemargus*, *Spinax*, *Scymnus*, *Acanthias* ou *Squalus*) et les benthoniques RAJIFORMES (*Squatina* (1), *Raja*, *Oxyrynchus*, *Rhinobatus*, *Trygon*, *Pristis*, *Myliobatis*, *Torpedo*).

(1) *Squatina* est placé, d'après les auteurs, parmi les RAJIFORMES ; mais, d'après son appareil hyobranchial, tout au moins nous le rangerions plutôt parmi les Squaliformes.

Nous ne donnons cette classification sommaire (Goodrich, 1931), et ces quelques noms, dont nous nous servirons, que pour mémoire et pour la clarté de notre texte. La terminologie est d'ailleurs variable d'un auteur à l'autre. Le terme de PLAGIOSTOMES désigne aussi les Sélaciens joints à quelques ordres voisins. Le terme de ELASMOBRANCHES est souvent appliqué à tous les CHONDRODONTES (Vialleton, 1911) et plus récemment n'englobe que les SÉLACIENS, HOLOCÉPHALES et PLEURACANTHODES (Goodrich). Classification et filiation sont souvent différentes d'un livre à l'autre et surtout d'une époque à l'autre, suivant que l'on fait jouer un rôle plus ou moins important à tel ou tel organe dans la phylogénèse, suivant le perfectionnement de nos connaissances sur la morphologie adulte et embryonnaire.

* *
*

a) FENTES BRANCHIALES. — Les Sélaciens sont les mieux connus. Les plus anciens d'entre eux (NOTIDANIDES) possèdent 6 (*Hexanchus*, *Chlamydoselachus*) et même 7 (*Heptanchus*) fentes « branchiales » vraies (Br) ; ils dérivent d'un ancêtre immédiat, qui en a sans doute possédé 8 (présence du corps ultimo-branchial) (Braus, Daniel, 1915) alors que la plupart des autres n'en possèdent que 5. Ceci vient à l'appui de la conception de la réduction numérique de l'appareil viscéral céphalique au cours de la phylogénèse, conception particulièrement précisée, comme on l'a vu, par Sewertzoff.

La formule des *fentes viscérales* définitives est sans conteste :

Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5 ou Br 6 ou Br 7.

La fente Prbr 1 ou hyomandibulaire a des modalités diverses ; chez l'embryon elle est constante et s'ouvre largement au dehors mais ensuite elle subit le plus souvent une régression considérable, exceptionnellement elle s'oblitére (*Zygaena*, *Lamna*, *Carcharias*, *Holocéphales*) mais presque constamment elle se réduit à un petit orifice dorso-latéral, un peu en arrière de l'œil : l'*évent* ou *spiraculum*. Confirmation de la conception sus-dite, elle est en général moins réduite chez les espèces plus anciennes et plus primitives et elles paraît même, chez un ELASMOBRANCHE fossile, *Pleuracanthus*

sessilis (Jaekel, 1925), aussi étendue et fonctionnelle qu'une autre, puisque l'arc mandibulaire qui la précède supporte de longs radii branchiaux.

L'évent présente sur son bord cranial, c'est-à-dire mandibulaire (arc Prbr 2), un petit organe d'origine et d'apparence branchiales, lamellisé, vraisemblablement reliquat de branchie mandibulaire et ayant acquis une structure et un rôle nouveaux (Broussonet, 1782 ; Hyrtl, 1838 ; J. Muller, 1839 ; R. Wright, 1885 ; Granel, 1923 et 1927) ; c'est une *pseudobranchie*. Un fait qui démontre bien que la fente hyomandibulaire a été « branchiale » ancestralement est, avant la spécialisation de l'épithélium branchial en pseudobranchie, la présence chez l'embryon de filaments branchiaux éphémères. Il n'est pas rare non plus de retrouver dans la pseudobranchie adulte des rudiments de radii cartilagineux branchiaux. Ces faits, l'exemple de *Pleuracanthus*, sont donc de solides appoints à la thèse de Sewertzoff.

Les fentes Br 1, 2, 3, 4, etc., sont bien développées et bordées cranialement et caudalement de lamelles branchiales (holobranchie, ou branchie bisériée) ; seule la plus caudale n'a qu'une rangée craniale de lamelles (hémibranchie ou branchie unisériée) c'est à-dire est hémibranchiale.

Pour certains auteurs on peut rencontrer les traces embryonnaires de deux autres fentes : Prbr 2 et Prbr 3 ; Sewertzoff et Disler (1924) identifient ainsi, chez l'embryon d'*Acanthias vulgaris*, deux petites dépressions de la « paroi endodermique pharyngienne » (Sewertzoff, 1916), dans la région comprise entre l'arc mandibulaire (Prbr 2) et les cartilages labiaux, ces constatations sont en elles-mêmes discutables et loin d'être universellement confirmées, elles prennent cependant de la valeur quand on les joint à l'ensemble des recherches de Sewertzoff sur cette région (cf. plus loin) et à l'ensemble des idées qui l'ont guidé (cf. chap. 1).

* *
*

b) ARCS BRANCHIAUX. — La formule des arcs est superposable à celle des fentes, mais les caractères des uns et des autres ne sont pas toujours parallèles ; les arcs Prbr 1 et Prbr 2 sont très développés, alors que la fente intermédiaire est au contraire très réduite (sauf chez des benthoniques comme *Raja*, où l'évent joue un rôle buccal complémentaire bien spécial). Tous les auteurs sont d'accord pour admettre la formule arcuale :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5 ou Br 6 ou Br 7

On peut donc rencontrer de 7 à 9 arcs viscéraux : le premier Prbr 2 étant en avant de la première fente (évent) et le dernier (Br 5 chez les SÉLACIENS PENTANCHÈS, Br 6 ou 7 chez les NOTIDANIDES) se trouvant en arrière de la dernière.

Mais, suivant Sewertzoff, il existerait en outre les restes d'un arc Prbr 3 (*cartilages labiaux postérieurs*) et d'un arc Prbr 4 (*cartilage labial antérieur*). La formule serait donc la même que celle qui a été donnée précédemment pour le *Protocraniote*, *Pétromyzon*, le *Protognathostome*. L'homologie de ces cartilages, qui existent chez presque tous les Elasmobranches, à des anciens arcs viscéraux,

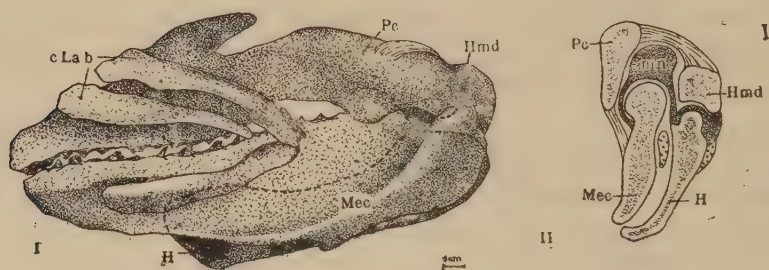


Fig. 12. — A. *Squatina angelus* Risso. Appareil hyomandibulaire.

L'arc hyal est en grande partie masqué (Hmd et H ; H en pointillé). Arc mandibulaire (cart. de Meckel) doublement articulé avec cart. palato-carré. Cartilages labiaux postérieur et antérieur.

B. Idem. — Coupe transversale par les articulations quadrato-mandibulaire, hyomandibulo-hyoïdienne, mandibulo-hyoïdienne.

n'est pas nouvelle (Gegenbaur, 1872) et a été souvent critiqué. Leur forme très simple ne peut laisser rien préjuger, pas plus que leur situation latérale à la moitié distale des mâchoires. Leur position, plus superficielle que celle des autres arcs (Goodrich, 1931) est, avec l'interprétation de Sewertzoff, un peu embarrassante. Mais en admettant que ces arcs doivent exister, où pourraient-ils être mieux situés ?

Il y a le plus souvent 2 cartilages labiaux postérieurs (*épipost-labial* et *cératopost-labial*), orientés en > comme les deux pièces principales (Epbr et Cebr) d'un arc type (*Scymnorhinus*, *Centrophorus*, *Squatina angelus*, Risso, etc.) ; il y a le plus souvent un

cartilage labial antérieur (*épiprélabial*), situé au-devant et parallèlement à l'épipost-labial précédent (id.) ; ce cartilage est plus inconstant que les postérieurs (*Squatina*) (fig. 12).

Dans certains cas on trouve des dispositions plus compliquées : Chez *Chimaera monstrosa*, on voit, au-dessus et au-dessous des cartilages labiaux postérieurs, deux petits nodules cartilagineux dont Sewertzoff fait des éléments de l'arc Prbr 3 : un *pharyngo-postlabial* pour le supérieur et un *hypopostlabial* pour l'inférieur.

De même exceptionnellement Luther décrit chez *Stegostoma* un arc labial postérieur composé de 4 pièces typiques : Ph, Ep, Ce, Hy (cité par Jaekel, 1925) enfin suivant Schauinsland (cité par Jaekel) l'arc labial antérieur pourrait également être complet chez *Callorhynchus* quoique formé de 3 pièces dont la moyenne représenterait Ep + Ce fusionnés.

Comme autres hypothèses : on a interprété les cartilages labiaux comme des reliquats de l'anneau péri-buccal (Pollard, 1895) ou comme des néoformations (Kerr, 1919 ; Goodrich, 1931) ce qui reste aussi hypothétique.

* *
*

Conception de Jaekel. — Nous devons faire ici allusion à la conception de Jaekel (1899, 1901, 1925) ; nous avons déjà dit que dans des travaux antérieurs (1916) Sewertzoff supposait un arc Prbr 5 en avant des arcs labiaux, il y a renoncé (1931) ; Jaekel admet aussi un arc de plus, mais le place entre les arcs labiaux et l'arc mandibulaire et retrouve ses restes dans l'arc mandibulaire (fig. 13). Il l'appelle *arc maxillaire*. Il part d'une conception générale révolutionnaire : le vrai squelette primordial, la primitive différenciation vraiment squelettique, ce n'est pas le cartilage, c'est l'os ; pour lui les fossiles ACANTHODES et PLEURACANTHODES sont des Poissons en grande partie osseux. Leur arc mandibulaire, ainsi que celui des Vertébrés plus évolués, résulte de la fusion de deux arcs : l'arc mandibulaire proprement dit (arc 4 de l'auteur) est représenté par quatre pièces : un Phmd osseux correspondant au processus oticus du cartilage palato-carré, un Epmd osseux correspondant au carré du cartilage palato-carré, un Cemd osseux correspondant à la moitié dorsale du cartilage de Meckel et un Hymd

osseux représenté par la moitié ventrale de ce cartilage ; l'arc maxillaire n'est représenté que par une pièce osseuse (Phmx ou peut-être Phmx + Epmx confondus) correspondant à la portion palatine du cartilage palato-carré ; peut-être cet arc a-t-il une autre pièce vestigiale, un Cemx, qu'il voit dans un os (os complé-

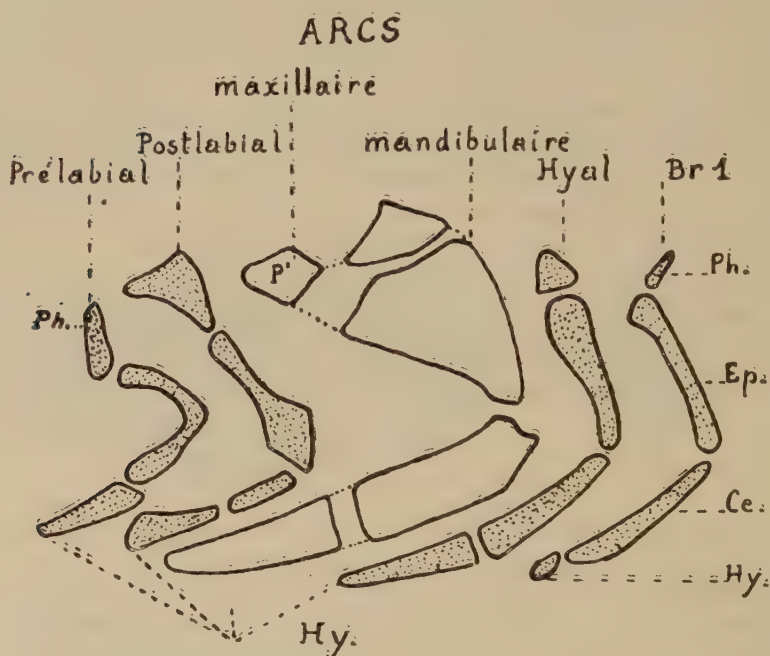


Fig. 13: — Figure compositè (Jaekel):

- Arc prélabial de *Callorhynchus* (Schauinsland) ;
- Arc postlabial de *Stégostoma* (Luther) ;
- Arc maxillaire (P') d'*Acanthodes* (Jaekel) ;
- Arc mandibulaire (4 pièces) d'*Acanthodes* (Jaekel) ;
- Arc hyal (4 pièces) d'*Acanthodes* (Jaekel) ;
- Arc Br 1 d'*Heptanchus* (Gegenbaur).

Les pièces en clair représentent l'arc mandibulaire seul. Pas d'arc maxillaire pour la majorité des auteurs.

mentaire) de la mandibule de certains Sauriens fossiles. Nous ne pouvons que renvoyer au travail de cet auteur pour de plus amples informations, car la question est en dehors de notre étude. Cette conception n'a pas eu beaucoup d'échos, même chez Sewertzoff, les faits paléontologiques assez troublants, sur lesquels elle s'appuie,

demandent encore confirmation. Pour notre part nous ne pouvons admettre le rôle que fait jouer Jaekel au tissu osseux dans l'interprétation phylogénétique du squelette.

c) Au point de vue de leur « *branchialisation* », les arcs (mis à part Prbr 3 et 4) sont ainsi caractérisés :

Prbr 2 a une pseudobranchie (visible dans l'évent) ;

Prbr 1 a une hémibranchie caudale ;

Br 1 à 4 sont holobranchiaux. Le dernier arc (5 ou 6 ou 7) n'a pas de branchie (abbranchial).

En dehors du caractère numérique, on constate que l'ensemble des fentes et arcs occupe une longue étendue de la région antérieure du corps, c'est une disposition qui était encore plus marquée chez les PRÉGNATHOSTOMES (fig. 9) et qui ira, à partir des CHONDRICHTHYES, en régressant.

* *
*

B. — TELEOSTOMES. — Les CROSSOPTÉRYGIENS qui comprennent surtout des espèces éteintes (*Osteolepis*) et où l'on range souvent une espèce actuelle (*Polypterus*).

Les CHONDROSTÉENS ou GANOÏDES CARTILAGINEUX (*Palaeoniscus*, *Cheirolepis*, *Acipenser*, *Scaphirryncus*, *Polyodon* ou *Spatularia*, *Saurichthys*) dont les caractères sont parfois très voisins de ceux des SÉLACIENS et qui, pour la plupart, sont aussi fossiles.

Les HOLOSTÉENS (*Amia-Lepidosteus*) réunis autrefois avec les deux divisions précédentes sous le nom de GANOÏDES (1).

Les TÉLÉOSTÉENS (*Cyprinus*, *Silurus*, *Salmo*, *Anguilla*, *Conger*, *Solea*, *Limanda*, *Gobius*, *Blennius*, *Scorpaena*, *Trigla*, *Scomber*, *Gadus*, *Esox*, *Osmerus*, les plus modernes, les plus évolués, les plus ossifiés, englobant 95 % des Poissons, forment, avec les DIPNEUSTES (2) les cinq divisions principales des OSTEICHTHYES.

(1) Goodrich réunit au contraire, sous le nom d'Holostéens, les Holostéens et Téléostéens (1931).

(2) Pour Goodrich, les Dipneustes sont très primitifs, aussi les place-t-il avant les Téléostomes.

a) FENTES BRANCHIALES. — Par rapport aux CHONDRICHTHYES, nous voyons chez les Téléostomes une réduction numérique des fentes viscérales, la fente Prbr 1 existe chez l'embryon mais s'oblitére, sauf cependant chez des CHONDROSTÉENS : *Polyodon*, *Acipenser*, chez qui persistent un événement (2) et dont la formule est :

Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5 ;

et chez *Polypterus* (CROSSOPTÉRYGIEN) qui a une formule tout à fait à part :

Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4.

En dehors de ces cas, le nombre de fentes ne dépasse pas cinq et la formule presque constante est :

Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5.

b) ARCS. — Le nombre des arcs viscéraux est de 7 (6 chez *Polypterus*) comme chez la plupart des SÉLACIENS.

En outre, on trouve parfois, en dehors des mâchoires, mais beaucoup plus atypiques et réduits que chez les Chondrichthyes, un ou deux cartilages labiaux dans lesquels on peut voir des restes d'arcs prémandibulaires (Prbr 3 et 4) (Sewertzoff, 1916, 1931). Pour Woskoboïnikoff (1909), qui défend des idées voisines de celles de Sewertzoff, les arcs prémandibulaires des ancêtres des Téléostomes sont aussi représentés chez ces derniers par des restes ligamenteux ; au blastème de ces arcs disparus se rattacheraient encore les os dermiques, sous lesquels on trouve les cartilages ou ligaments sus-dits, comme les prémaxillaires, maxillaires et même une partie (dorsale) du dentaire. Parallèlement, cet auteur interprète, chez l'embryon de certains TÉLÉOSTÉENS, une petite dépression pharyngienne comme un reliquat de fente prémandibulaire, ces faits demandent confirmation.

c) Au point de vue de la « *branchialisation* » des arcs, les dispositions les plus fréquentes sont :

(2) Chez *Amia*, *Lepidosteus* et quelques Téléostomes adultes (Wright [1885], Sagemehl [1884]), cités par Bridgè (1904), l'événement est fermé, mais on retrouve un vestige de poche pharyngienne hyomandibulaire.

Prbr 2 a une pseudobranchie qui, lorsque la fente hyomandibulaire s'est fermée chez l'embryon, émigre à la face interne de l'arc hyal (Dohrn, 1886) et n'est plus visible qu'en soulevant l'opercule hyal.

Prbr 1 est en général abbranchial (il a cependant une hémibranchie caudale chez les CHONDROSTÉENS et chez *Lepidosteus*) ;

Br 1 à 4 sont holobranchiaux (sauf chez *Polypterus* dont le dernier arc, Br 4, est hémibranchial) ;

Br 5 est abbranchial.

En résumé, depuis les SÉLACIENS les plus primitifs jusqu'aux Téléostomes les plus évolués, on constate une réduction des arcs viscéraux, des fentes viscérales et surtout de leur branchialisation. Chez les Chondrichthyes et chez les Téléostomes, il y a le plus souvent 5 fentes Br et 5 arcs Br, mais ces nombres sont minima chez les Chondrichthyes et maxima chez les Téléostomes. De plus, au point de vue de leur branchialisation, en comptant pour 1 une rangée de lamelles branchiales, on trouve bilatéralement :

Minimum des SÉLACIENS : 9 (4 arcs holobranchiaux et 1 arc hémibranchial) ;

Maximum des CHONDROSTÉENS : 9 ;

Maximum des HOLOSTÉENS et TÉLÉOSTÉENS : 8.

Ajoutons que le champ branchial, à égalité numérique d'arcs, occupe progressivement une moindre étendue du corps, il se tasse entre la ceinture pectorale et les mâchoires en même temps que les arcs deviennent plus minces et les fentes plus étroites, l'appareil squelettique viscéral ainsi concentré forme une masse plus homogène avec le neurocrâne, on peut, avec plus de justesse, commencer à parler d'un *splanchnocrâne*. Tout ceci ne veut pas dire que la fonction branchiale a diminué, au contraire, mais son organisation morphologique a changé.

Parmi les changements de l'appareil viscéral, nous devons insister sur ceux qui intéressent l'arc hyal : Prbr 1 était devenu hémibranchial chez les SÉLACIENS les plus récents, il est devenu abbranchial chez la plupart des Téléostomes. Ses appendices épithéliaux branchiaux ont régressé, mais l'arc lui-même n'a pas dégénéré ; il s'est adapté à de nouveaux rôles comme nous le verrons plus loin.

2° Squelette d'un arc branchial chez les Poissons

A. — PIÈCES PRINCIPALES DE L'ARC. — En se basant surtout sur la morphologie des SÉLACIENS, considérée comme la plus primitive et aussi la plus régulière, on admet 4 pièces principales dans le squelette d'un arc « branchial » (Br) type des Poissons : deux pièces moyennes, les plus volumineuses : *épibranchial* (Epbr) et *cératobranchial* (Cebr), et deux pièces extrêmes, plus petites, plus variables : *pharyngobranchial* (Phbr) et *hypobranchial* (Hybr) (fig. 10).

Dorso-ventralement on a : Phbr, Epbr, Cebr, Hybr.

Epibranchial et *cératobranchial* sont typiquement au delà des extrémités des deux fentes limitrophes de l'arc, chez les Chondrichthyes, ces rapports montrent bien l'importance de Epbr et Cebr, Phbr et Hybr jouent un rôle branchial accessoire, assurant surtout la liaison de l'arc avec le voisinage.

Epbr et Cebr sont non seulement les pièces les plus volumineuses, les plus longues, mais encore les plus constantes : sur des arcs aussi profondément modifiés que les arcs hyal et mandibulaire, ce sont elles qui persistent. Quand Sewertzoff interprète les deux pièces des cartilages labiaux, il voit, en chacun des arcs qu'ils représentent, un Epbr et un Cebr. Dans les arcs branchiaux caudaux, Phbr manque souvent ainsi que Hybr. En un mot, l'atypie atteint beaucoup plus et plus souvent les pièces extrêmes que les moyennes (fig. 14).

De Epbr et Cebr, c'est le *cératobranchial* qui est le plus fort et le plus constant. Par ordre d'importance et de constance, les pièces arcuales sont, dans l'ordre : Cebr, Epbr, Hybr, Phbr.

Chez les Téléostomes il est normal de voir, sur certains arcs, Epbr bifurqué et articulé avec deux Phbr dorsal et ventral (ou *suprapharyngobranchial* et *infrapharyngobranchial*). Dans la fourche passe l'artère arcuale afférente. Il est possible que cette duplicité soit assez primitive, car Jaekel (1895, 1925) la signale chez les Chondrichthyes fossiles (*Acanthodes*) et beaucoup d'auteurs ont invoqué son existence ancestrale, chez les Téléostomes, ont décrit ses traces embryonnaires même sur l'arc hyal pour expliquer les rapports variables de Hmd avec le neurocrâne (Schmalhausen). Cette disposition semble avoir pour raison d'être la nécessité d'une meilleure suspension de l'arc au squelette axial, peut-être protège-t-elle l'artère efférente.

Chez les Téléostomes Hybr (3 et 4), peut-être distalement fourchu, une des branches s'appuie alors à la copule, l'autre est libre, ventralement à la copule, et dans la fourche passe l'artère arcuale efférente.

La formule-type précédente (quatre pièces) est, selon Sewertzoff, la primitive, celle qui a immédiatement succédé (fig. 9) à l'asegmentation des arcs (Protocraniote, fig. 4). Elle va persister ou s'altérer suivant les voisinages et la spécialisation de chaque

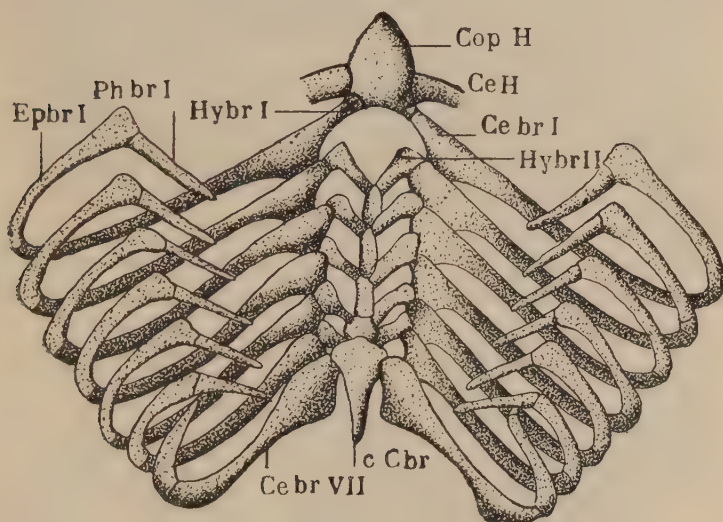


Fig. 14. — Appareil branchial chez *Heptanchus* adulte, vue dorsale (Gegenbaur).

Disposition typique des Babr 2, 3, 4, 5 entre les arcs. — Plaque cardio-branchiale (Ccbr). Processus lingual du Bah. — Subdivision typique des arcs Br 1, 2, 3, 4, 5, 6, en 4 pièces. — Absence de Hyh, Babr 1, Hybr 2, Phbr 7. Hybr 7.

arc et d'une façon souvent différente d'une espèce à l'autre (même très voisine) ; c'est sur les deux extrêmes de la série des arcs que les modifications seront les plus fortes.

D'autres conceptions ont été défendues : ainsi, pour Gegenbaur, Woskobochnikoff (1914), etc., la subdivision initiale n'a créé d'abord que Epbr et Ccbr, les pièces dorsale et ventrale provenant secondairement des radii, nous parlerons plus loin des idées voisines de Vialleton.

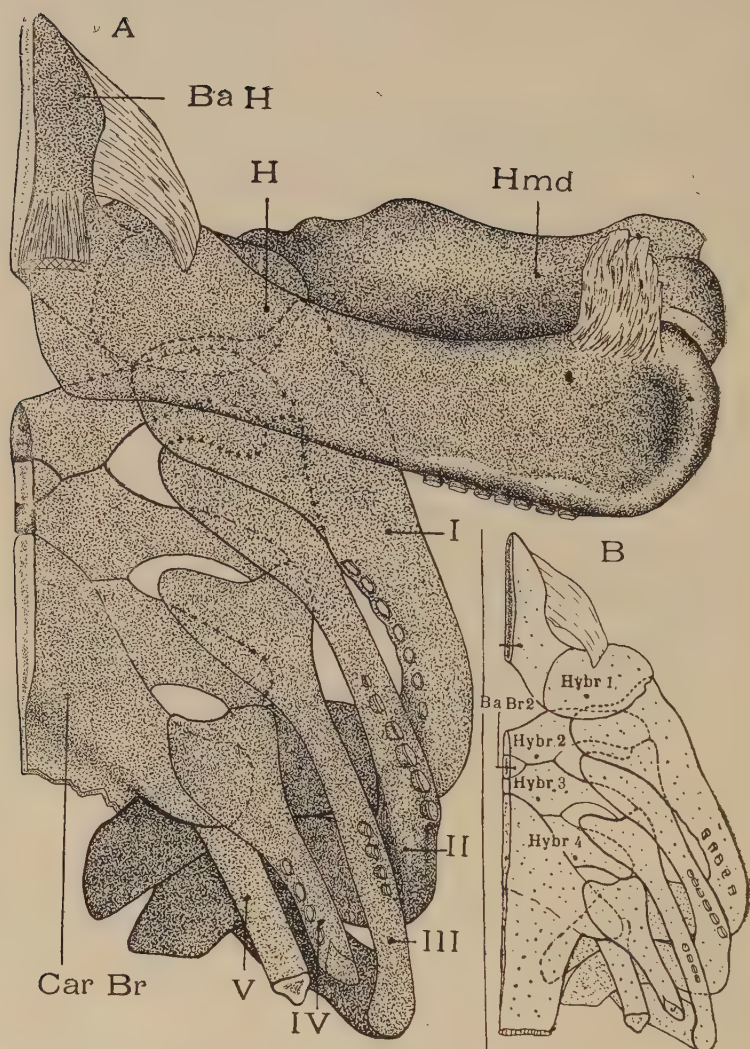


Fig. 15. — A. — Appareil viscéral post-mandibulaire chez *Squatina angelus* Risso. Vue ventrale.

B. — Plus schématisé et l'arc hyal enlevé.

Pas d'hypohyal; Basihyal (cop. H) avec proc. lingual. Le Bah a plus de connections avec Hybr 1 qu'avec H; Babr 2 (cop.) et plaque cardiobranchiale. — Les radii sont sectionnés au ras des cérato (H et Br).

Au point de vue ontogénétique, chaque arc apparaît latéralement à l'intestin pharyngien, d'abord sous forme d'une ébauche procartilagineuse *continue* dans laquelle, ensuite, se différencient les centres de chondrification sus-dits (Van Wijhe, 1922) ; l'opinion de Dohrn (1884) et de Stöhr (1882) qui plaçaient la segmentation de l'arc après sa chondrification, ne semble plus juste. De Beer (1928), sur *Salmo fario*, a confirmé les constatations de Van Wijhe par la méthode de ce dernier : dans un arc branchial type apparaissent 4 centres cartilagineux correspondant aux 4 pièces cartilagineuses définitives ; l'ordre d'apparition est aussi l'ordre d'importance, ainsi naissent successivement :

Cebr, Epbr, Hybr, Phbr.

L'orientation des pièces arcuales est assez variable, cependant on a classiquement ramené la forme de l'arc à deux types principaux : le type en Σ des ELASMOBRANCHES avec les pièces extrêmes dirigées en arrière et en dedans, le type en $>$ de la plupart des arcs des TÉLÉOSTOMES avec toutes les pièces dirigées en avant et en dedans. Le sommet de la courbure de l'arc (c'est-à-dire du Σ ou du $>$) est toujours à la frontière des deux pièces Epbr et Cebr lesquelles sont toujours orientées de la même façon (fig. 14 et 15).

On a vu que les arcs n'étaient devenus subdivisés que chez les Gnathostomes. La majorité des auteurs, Sewertzoff entre autres, admettent que ce morcellement est dû à l'augmentation de puissance et de complication du jeu des muscles branchiaux. Le squelette, avons-nous dit, est subordonné et ce qui le commande ici principalement ce sont les muscles. Nous admettons plus cette conception de l'influence primitive des muscles que celle d'un manque de place ou d'une compression par resserrement du champ branchial. Il y a d'ailleurs des articulations entre les pièces arcuales, articulations peu actives (amphiarthroses) en général il est vrai, la mieux développée est située entre cérato et épibranchial.

* *
*

B. — PIÈCES ACCESSOIRES DE L'ARC. — Sur les pièces moyennes de l'arc est greffé un squelette destiné à soutenir les lamelles branchiales, ce sont des baguettes cartilagineuses, *rayons branchiaux (radii)*, disposés chez les SÉLACIENS en une rangée (chez les TÉLÉOSTÉENS en deux rangées), articulés chacun par leur extré-

mité proximale renflée avec Epbr ou Cebr, puis s'étendant en s'effilant dans une membrane fibreuse (*septum*) interposée aux deux rangées de *lamelles* épithéliales branchiales, *septum* et radii dépassent

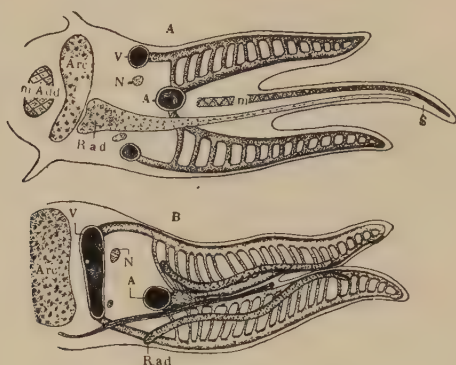


Fig. 16. — Coupes transversales d'un arc Br. — A. Chez un Sélacien

B. Chez un Téléostome (jeune Acipenser, d'après Sewertzoff).

Lamelles branchiales (L), Septum (S), avec muscle constricteur (m), radii (Rad), artère (A), veines (V) et nerfs (N) branchiaux; arc cartilagineux (Arc).

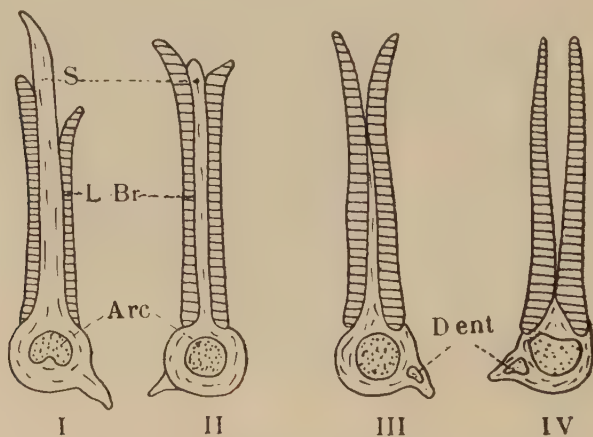


Fig. 17. — Coupes tranversales schématisques d'un arc branchial

Chez un Sélacien (I), Chimaéra (II) Acipenser (III) Téléostéen (IV) (Boas). Réduction progressive du Septum (S) interposé aux lamelles branchiales (L. br). Saillies denticulaires (Dent).

sont chez les SÉLACIENS (mais pas chez les TÉLÉOSTÉENS) ces lamelles (fig. 16 et 17). Les radii naissent indépendamment des arcs. Le nombre de radii est très variable par arc. Ils peuvent se fusion-

ner partiellement entre eux (fig. 18). Les deux radii extrêmes sont capables de prendre un grand développement chez les SÉLACIENS, se recourber l'un vers l'autre en se plaçant en dehors des précédents et mériter le nom de *cartilages extrabranchiaux* (*extrabran-*

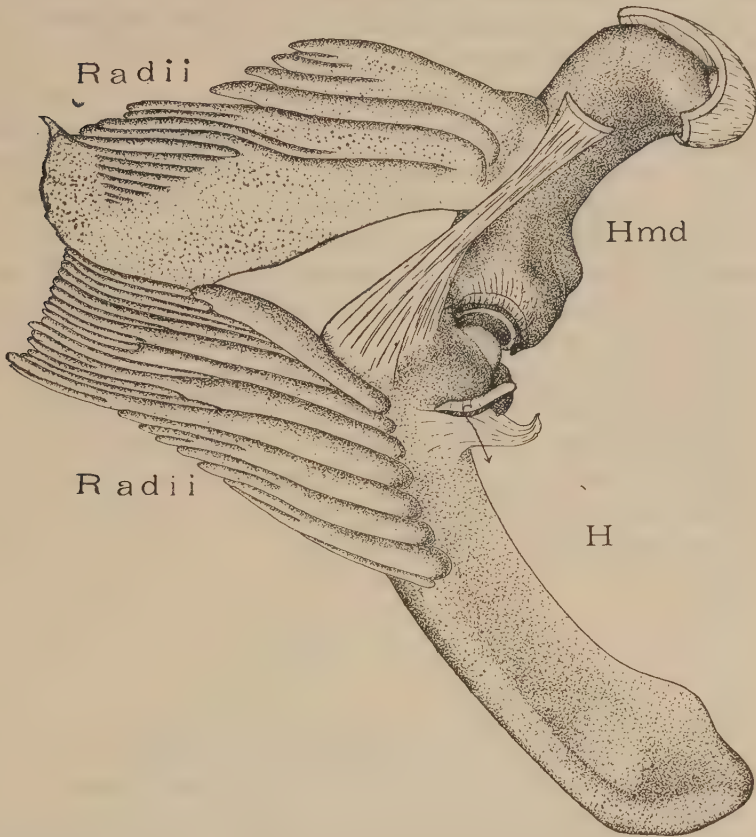


Fig. 18. — Arc hyal, *Squatina angelus* Risso, vue caudale (Hmd et H).
Radii en partie fusionnés.

chialia), formant une sorte d'arc branchial *externe*. Fusion des radii, développement des extrabranchiaux sont des dispositions secondaires, destinés à renforcer les septa arcuaux. On peut aussi trouver de petites pièces cartilagineuses isolées dans le septum (*extraseptalia*) (Fürbringer, 1903) qui ont, sans doute, le même rôle et la même genèse.

Les radii et les extrabranhialia ont tenu une place assez considérable dans la littérature : Rathke (1932) homologuait les extrabranhialia des SÉLACIENS aux arcs branchiaux des CYCLOSTOMES, théorie réfutée définitivement par Dohrn (1885).

Woskobochnikoff (1909) pense, comme Gegenbaur, que les Phbr sont une acquisition secondaire des Gnathostomes et les fait dériver de radii dorsaux ayant perdu leur fonction de soutien du septum pour devenir suspenseurs des arcs au squelette axial.

D'autres (Allis, Krivetzki, De Beer) font aussi intervenir les radii dans les modifications de forme, d'extension, de rapports des pièces arcuales ; les radii ont en effet une tendance fréquente à la fusion, même quand ils remplissent leur rôle normal de sustentation de l'épithélium respiratoire ; très fréquemment, ils s'unissent à leur base (image d'un peigne) (fig. 18) ; cette lame basale (double lame quand il y a deux rangées de radii) va d'un bout à l'autre de la pièce arcuale, si les lamelles épithéliales de l'arc (ou seulement d'une pièce de cet arc) disparaissent, les rayons s'atrophient, mais leur base commune peut être utilisée pour de nouvelles fonctions ; elle peut se souder à l'arc pour le renforcer l'étendre ; elle peut aussi s'isoler et former une nouvelle unité indépendante ; nous trouverons plus loin des applications de cette conception, qui reste hypothétique.

* *
*

C. — COPULE. — Dorsalement, l'arc viscéral n'atteint habituellement pas la ligne médiane, mais sa pièce proximale (Phbr) est attachée ligamenteusement à la face ventro-latérale du squelette axial (crâne ou rachis) en dedans (Chondrichthyes) ou en dehors (Osteichthyes) de la veine latérale de la tête ou veine jugulaire. Ventralement, l'arc viscéral n'atteint pas la ligne médiane mais il est uni à son congénère par une pièce squelettique impaire et interbranchiomérique : la *copule* ou *basibranchial* (Babr). Depuis Gegenbaur (1872) il est d'usage de donner à chacune le nom ou le numéro de la paire d'arcs qui la précède. Mais cette règle est plus ou moins respectée et respectable (nous verrons pourquoi) et il n'est pas rare de voir appeler basihyal, par exemple, la pièce médiane qui naît et reste placée cranialement aux hypohyaux (chez *Salmo*, par exemple).

De même qu'on a supposé que, primitivement (quand ils avaient chacun la même fonction, la même indépendance vis-à-vis du squelette axial), tous les arcs étaient développés et subdivisés pareillement, de même on a supposé sur la ligne médioventrale une série de copules égales et régulièrement alternées avec les arcs (Gegenbaur, 1872 ; Sewertzoff, 1931). Cette régularité s'observe encore assez uniformément chez *Heptanchus* (fig. 14), mais chez beaucoup d'autres Poissons est confuse ou même inexistante (fig. 23).

Sur les copules s'insèrent des muscles abdominaux et hypobranchiaux (d'origine somitique) ; pour cette raison (et d'autres) Dohrn (1884), Vialleton (1911) considèrent les copules comme ontogénétiquement non-branchiales et dérivées, comme les muscles axiaux qui s'y attachent, de somites. Vialleton va plus loin et regarde les hypobranchiaux comme, au moins en partie, ontogénétiquement indépendants des arcs ; il voit dans Epbr et Cebr les seules pièces véritablement et primitivement arcuales, les autres s'y étant secondairement surajoutées ; la segmentation des copules et des hypobranchiaux ne serait pas initialement métamérique. Ces pièces squelettique se seraient développées dans une région interbranchiale, prépericardique, à évolution indépendante et qui ne serait, jusqu'à la région intermandibulaire exclusivement, que la partie la plus antérieure du tronc, les copules et les hypobranchiaux auraient leur nombre et leur forme propres, bref des caractères nés ex-abrupto dans telle ou telle espèce ; leur aspect atypique ne serait pas secondaire à un aspect typique initial, car l'ontogénèse ne montre pas ce dernier ; les branchiomères ne dépasseraient pas ventralement la région des cératobranchiaux, ne l'auraient jamais dépassée.

Gegenbaur avait d'abord, lui aussi, admis l'origine interbranchiale (non-branchiale), impaire, des copules (1872, 1874) ; il a douté (1898) de la valeur de son opinion première à la suite des travaux de Jaekel ; Jaekel (1895) a constaté chez *Pleuracanthus* (Sélacien fossile très primitif), en un point de l'appareil branchial (au-dessous des arcs Prbr 1) l'existence d'une copule impaire, mais par ailleurs l'existence de formations médiobranchiales paires. D'après les faits par lui observés, on peut ainsi imaginer la formation des copules : dans un premier stade de l'évolution phylogénétique, chaque arc serait formé des quatre pièces typiques et la plus ventrale de celles-ci, l'hypobranchial, s'avancerait jusqu'à la

ligne médiane à la rencontre de sa congénère opposée ; dans un second stade les deux hypobranchiaux primaires d'une paire d'arcs

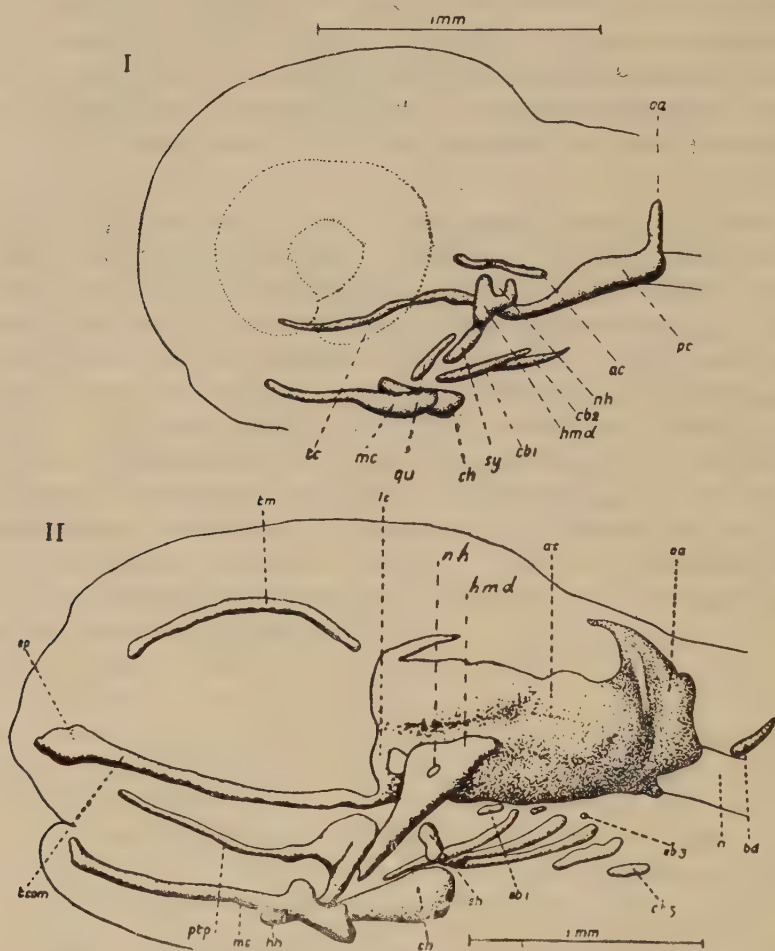


Fig. 19 et 20. — Vues latérales gauches des ébauches cartilagineuses céphaliques, chez des embryons de *Salmo fario* (1-10 mm², 11-14 mm² (de Beer).

Arc mandibulaire : Qu ; cartilage carré avec son processus ptérygopala-tin (Ptp) ; cartilage de Meckel (Mc).

Arc hyal : centres de Hmd, Sy, Ih (sh), Ceh (ch) et Hyh (hh) ; nh, trou du nerf VII.

Arcs Br : apparition de Cebr (cb) et Eabr (eb).

se souderaient médianement entre eux par leur partie distale pour former une copule impaire, tandis que leur partie proximale s'isole-

rait à nouveau pour constituer un hypobranchial (droit ou gauche) secondaire. Cette conception démontrerait l'origine arcuale, branchiomérique, des copules ; l'interbranchiomérie de ces pièces

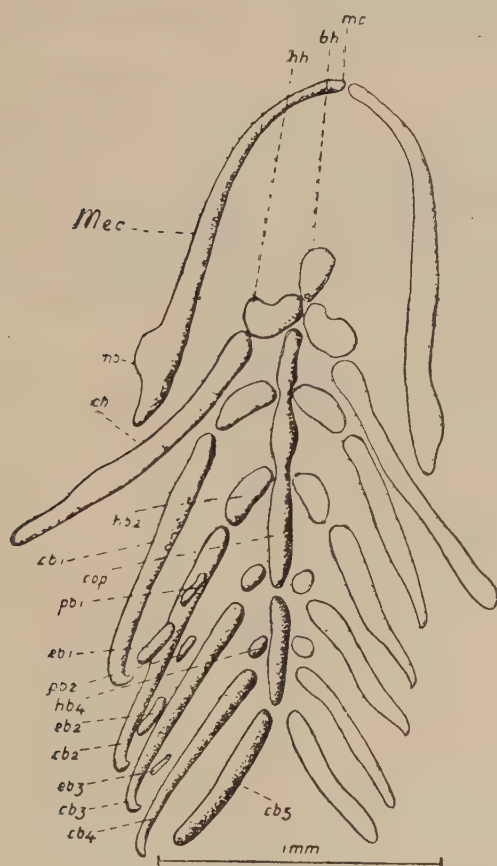


Fig. 20. — Vue dorsale des ébauches cartilagineuses viscérales chez un embryon de *Salmofario* (17 mm. 5) (de Beer).

Arcs : centres des Hybr (hb), Cebr (cb), Epbr (eb), Phbr (pb).

Copules : élément préhyal (bh), copule moyenne (cop) et copule postérieure.

deviendrait un état secondaire, établi sans doute pour des raisons mécaniques.

Ajoutons que la disposition des copules rappelle beaucoup celle des sternèbres et que certainement le mécanisme de formation des unes et des autres doit être semblable, à notre avis.

Gibian (1902) a étudié l'ontogénèse précartilagineuse de la région branchiale et a vu que les copules naissent dans un tissu qui envahit la région en question non pas en venant du tronc mais par extension du blastème des arcs. Les ouvrages de Dohrn (1844), Sewertzoff (1899), Braus (1904), Vialleton, 1908-1911), Brachet (1921) infirment ou ne confirment pas de telles observations.

En ce qui concerne l'ontogénèse cartilagineuse, il est possible qu'un jour certaines espèces nous montrent des faits venant appuyer les idées de Jaekel et de Gegenbaur (1898), mais nous devons actuellement tenir pour sûres les observations de Van Wijhe (1907) et celles faites récemment, avec la même méthode, par De Beer (1928) chez *Salmo fario*, observations concluant à l'origine impaire des copules (fig. 19, 20 et 21).

Entre ces deux conceptions, l'une qui rattache les copules aux arcs et qui se fonde surtout sur l'anatomie comparée, l'autre qui les considère comme étrangères les unes aux autres et qui se base surtout sur l'embryologie, il n'est pas facile de se prononcer ; que le champ mésobranchial soit formé de mésoblaste troncal, c'est vraisemblable, mais il est difficile d'affirmer qu'il ne s'y est pas mélangé à un mésoblaste branchial plus primitif. Il est à peu près certain que les copules sont nées secondairement aux autres pièces arcuales ; l'ontogénèse le démontre. Leur parité ne se voit pas dans le cours du développement. Mais, au sujet de ce caractère, Jaekel a apporté des documents anatomo-comparatifs importants ; d'après eux l'origine branchiomérique devient vraisemblable. Contrairement à Vialleton et d'accord avec Sewertzoff, nous admettons que les copules ont eu une segmentation primitive régulière ; l'égale distribution primitive des arcs, leur uniformité de fonction, l'uniformité des forces mécaniques qui s'y exerçaient, impliquent et expliquent une disposition primitive parallèle des copules ; ultérieurement, un échelonnement atypique est apparu ; là où les forces mécaniques se condensaient, là où les faisceaux musculaires axiaux convergeaient, les copules se sont hyperdéveloppées et se sont unies ; par ailleurs, sous des actions différentes, elles ont diminué ou ont disparu ; de là des modalités qui parfois nous déroutent et que nous envisagerons plus loin.

D. — TRANSFORMATION OSSEUSE DES PIÈCES PRÉCEDENTES. — *a*) Chez les Osteichthyes les pièces cartilagineuses principales sus-décrites vont s'ossifier plus ou moins complètement suivant le degré d'évolution des espèces. Se forment ainsi un Cebr, Epbr, Hybr, Phbr, partiellement (CHONDROSTÉENS) (fig. 21) ou presque totalement (HOLOSTÉENS, TÉLÉOSTÉENS) osseux (fig. 22).

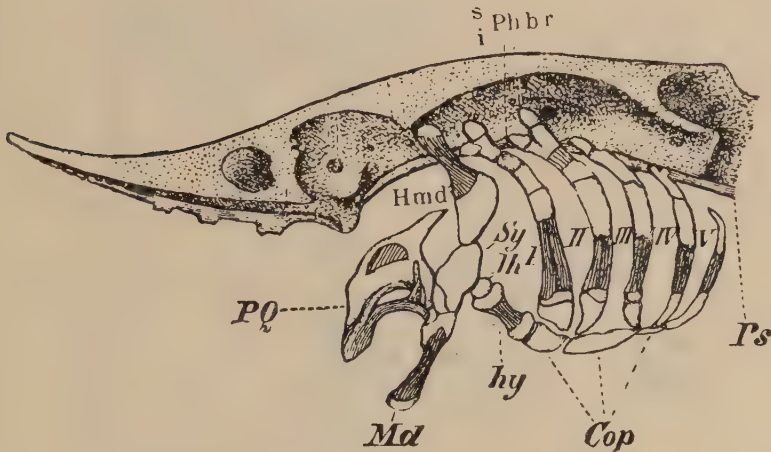


Fig. 22. — Squelette céphalique d'ACIPENSER (d'après Wiedersheim modifié).
En strié : l'os. Atrophie de l'appareil mandibulaire. Hyostyle.

Chez les CHONDROSTÉENS l'ossification, encore fruste, apparaît comme un manchon (périchondral) qui se substitue progressivement, de la superficie vers la profondeur, au tissu cartilagineux. Nè dans la partie moyenne de la pièce, le centre initial s'étend plus ou moins loin et plus ou moins lentement vers les extrémités. En général, il y a un centre pour chaque pièce primordiale. Les pièces les plus fonctionnelles sont les plus ossifiées et les plus précoces à s'ossifier comme elles étaient les premières à se chondrifier.

b) Outre cette transformation osseuse du squelette primordial, on peut voir apparaître en certains points une ossification sous-muqueuse ou sous-cutanée ; sous-muqueuse comme par exemple les os dentaires dermopharyngiens, le dermoglosse, sous-cutanée comme les operculaires, les rayons branchiostèges, etc.

c) Les radii restent cartilagineux.

d) Sur la face arcuale interne, opposée à la base d'implantation des radii, par conséquent dans la cavité pharyngienne, il y a de nombreuses saillies, très courtes ou très longues, disposées d'une façon alternée, s'engrenant les unes dans les autres quand

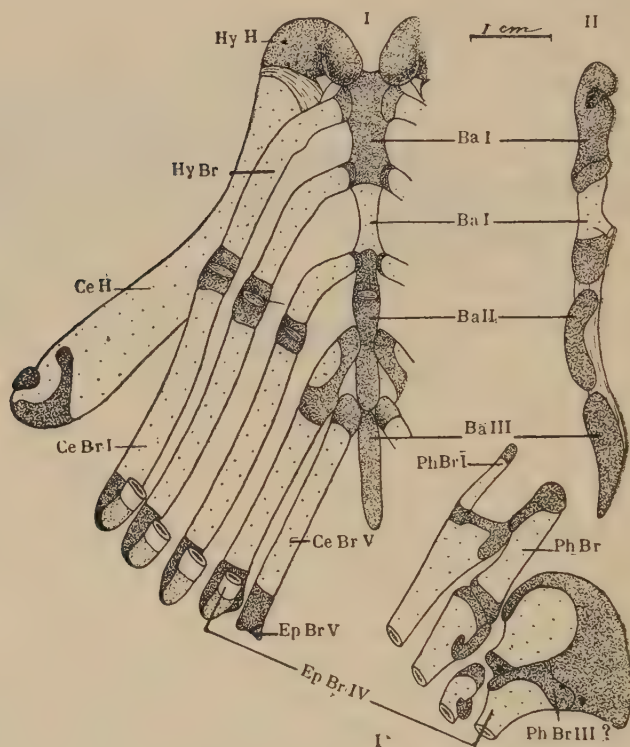


Fig. 23. — Vue dorsale de l'appareil hyobranchial d'*AMIA CALVA*, d'après Allis (I et I') ; — vue latérale des copules (II)

En I, afin d'éviter la superposition des plans, on a sectionné les pièces dorsales et on les a reportées en I'. Allis distingue 3 copules (Ba), 3 Phbr (Infrapharyngobranchialia, le troisième serait indépendant de l'arc Br 3) et 5 Epr.

les fentes se ferment, constituant une sorte de filtre entre la cavité pharyngienne et la chambre branchiale sous-operculaire ; ces formations existent chez presque tous les Poissons ; chez les TÉLÉOSTÉENS elles sont ossifiées et ont des formes extrêmement variées

(saillies denticulaires multifides ou bien longs cils osseux) (fig. 24). Chez les Chondrichthyes, les CHONDROSTÉENS, elles sont cartilagi-

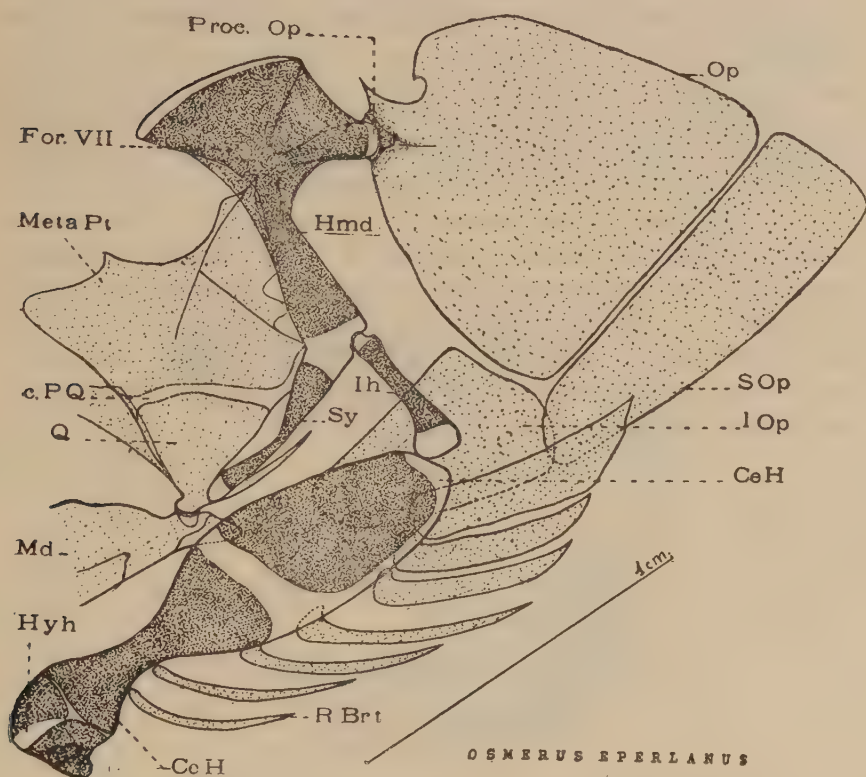


Fig. 24. — Vue latérale interne de l'appareil mandibulaire et hyal chez *OSMERUS EPERLANUS* adulte.

En grisé foncé : os de l'arc hyal; en grisé clair : os de l'arc mandibulaire en avant de l'arc hyal, et squelette osseux operculaire en arrière. Rbrt = rayons branchiostèges. Ceratohyal (Ceh) et hypohyal avec leurs deux centres d'ossification (méthode de Spalteholz).

neuses ; chez les Téléostéens, leur ossification semble d'origine dermique.

3° Adaptations diverses des arcs chez les Poissons

La conception de Sewertzoff nous a appris :

1° Que tous les arcs devaient être primitivement « branchiaux » ;

2° Que les plus antérieurs ont dû régresser au moment où les (et finalement le) suivants se sont adaptés aux fonctions de préhension, se sont transformés en mâchoires (fig. 11).

En même temps l'organisme subissait chez ces êtres d'autres modifications, par exemple l'apparition de puissantes nageoires pectorales immédiatement en arrière de l'appareil branchial. L'appareil branchial respiratoire s'est alors concentré de plus en plus sous le neurocrâne, a rétréci son domaine, tout en se perfectionnant structuralement. Ce sont ces adaptations que nous devons maintenant envisager.

*
* *

L'arc mandibulaire (Prbr 2)

A. — PIÈCES CARTILAGINEUSES DE L'ARC MANDIBULAIRE. — L'arc mandibulaire est devenu le plus volumineux, le plus puissant, il porte des dents, saisit et broie. Les deux pièces principales de l'arc type des SÉLACIENS (Epbr et Cebr) se sont énormément développées, ré-orientées, solidement articulées l'une avec l'autre et ont pris le nom de *ptérygo-carré* ou *palato-carré* (Pq) et de *cartilage de Meckel* ou *mandibulaire* (Md).

Les deux pièces extrêmes, pour Gegenbaur (1872), Vialleton (1911), etc., n'ont jamais apparues (p. 40) ; pour Sewertzoff (1916), elles ont disparues ou se sont fondues avec les principales. Sewertzoff dit qu'elles ont existé, car lui et d'autres en retrouvent des traces :

Chez les *Chondrichthyes* ; dans le ligament suspenseur du palato-carré au crâne, on peut voir un petit cartilage *Pharyngo-mandibulaire* (Phmd) chez *Laemargus borealis* (Sewertzoff et Dissler, 1924) (fig. 25) ; on pourrait, il est vrai, interpréter ce noyau comme un reliquat du processus orbitalis du Pq sur lequel s'insère le dit ligament, mais on peut tout aussi bien (Sewertzoff, 1916) soutenir que ce processus n'est normalement qu'un Phmd secondairement soudé au palato-carré. Allis (1922, 1923, 1925) n'est pas du tout de l'avis précédent puisqu'il soutient que le pharyngomandibulaire et les pharyngoprémandibulaires se sont totalement dissociés de leurs arcs primitifs pour aller former les *trabeculae cranii*.

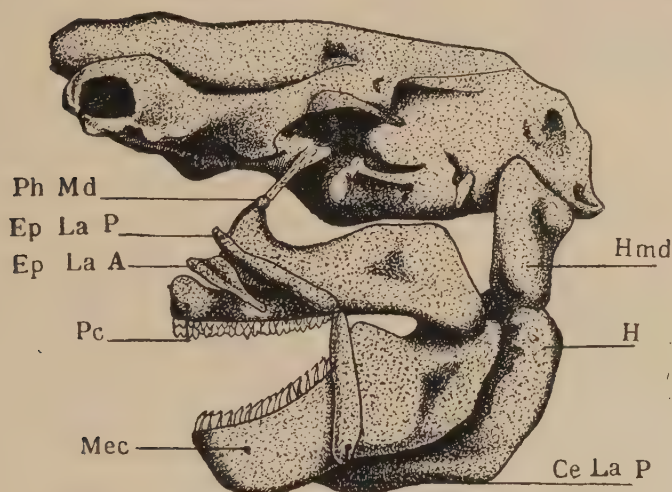


Fig. 25. — *Laemargus borealis* (Sewertzoff et Dissler)

Arc hyal (Hyomandibulaire et Hyoïdeum) ; arc mandibulaire avec reste de pharyngo-mandibulaire au-dessus du proc. palatin ; cart. labiaux postérieurs et antérieur. Hyostylie.

Un *hypomandibulaire* (Hymd) a été découvert chez *Hexanchus* (Gegenbaur) et *Laemargus* (White, 1895), ou tout au moins interprété comme tel par Sewertzoff (1916). Il en est de même pour un *basimandibulaire* (Bamd) chez *Chlamydoselachus* (Fürbringer), *Callorhynchus* (Schauinsland, fig. 27), *Hexanchus* et *Laemargus* (White 1895). Pour Gegenbaur (1874), Sewertzoff, le basihyal d'*Hep-tanchus* est formé par la réunion de deux copules dont l'antérieure est mandibulaire.

Chez les *Osteichthyes* : on a signalé un *Phmd*, chez divers *Acipensers* (Iwanoff, 1887 ; Sewertzoff, 1916) et *Scaphirhyncus* (Sewertzoff, 1923), parmi les CHONDROSTÉENS ; on peut retrouver une petite pièce analogue à un *Bamd* chez quelques TÉLÉOSTÉENS (Goodrich, 1931).

Répétons que c'est sur l'interprétation de ces rudiments squelettiques que Sewertzoff étaye *en partie* sa conception d'évolution branchiale ; cette interprétation n'est pas absolument certaine et Goodrich, entre autres, fait des réserves à son sujet (1931).

En résumé, l'arc mandibulaire des Poissons est normalement réduit à deux pièces cartilagineuses qui peuvent être considérées comme homologues des *Epbr* et *Cebr* des autres arcs. Chez les *Chondrichthyes* ces pièces persistent telles, mais chez les *Osteichthyes* elles vont être modifiées par l'ossification.

*
* *

B. — OSSIFICATIONS DANS L'ARC MANDIBULAIRE. — Chez les *Osteichthyes* le squelette subit une transformation extrêmement importante puisqu'il va s'ossifier, ossification enchondrale moins totale que chez les Tétrapodes parce que beaucoup de pièces cartilagineuses peuvent persister telles que, et ossification dermique, beaucoup plus abondante, se traduisant par un nombre élevé de pièces qui vont en quelque sorte cuirasser le squelette primordial et même en beaucoup d'endroits fonctionnellement et morphologiquement le remplacer.

Chez les *Osteichthyes*, les TÉLÉOSTÉENS sont les plus évolués à ce point de vue tandis que les CHONDROSTÉENS (ainsi que leur nom l'indique) sont plus en retard.

Un fait important que nous devons rappeler est que la substitution de pièces osseuses à des pièces cartilagineuses ne se fait pas toujours parallèlement ; il en est d'ailleurs ainsi chez tous les Vertébrés jusqu'à l'Homme (Augier, 1931). Il ne faut donc pas comparer étroitement des unités cartilagineuses à des unités osseuses ; dans l'une peuvent naître plusieurs centres d'ossification au cours du développement ; ceux-ci peuvent rester indépendants ou

bien s'unir à la fin de la croissance ou bien se souder à des centres nés dans une pièce cartilagineuse voisine. Il faut également ne pas oublier qu'un os d'origine enchondrale peut, durant son développement, se confondre, sans trace aucune de son indépendance et de sa différence d'origine primitives, avec un ou plusieurs os dermiques. Il faut encore admettre qu'un os dermique peut, d'une espèce à l'autre, s'unir à un ou plusieurs os dermiques adjacents, de même qu'il peut, par son propre développement, gêner le développement d'os voisins et étendre ainsi son domaine à leurs dépens. De tout ceci risque de résulter une complication terminologique où l'embryologie seule peut jeter de la lumière. Il est nécessaire, pour des comparaisons d'espèce à espèce, de posséder trois éléments :

1° La connaissance du squelette primordial cartilagineux ;

2° Celle des centres osseux qui y naissent ;

3° Celle des centres dermiques qui en sont primitivement indépendants. Ces trois éléments nous ne les possédons pas toujours. L'homologie des pièces osseuses et surtout des os dermiques est encore souvent pleine de confusion.

Il n'est pas dans notre sujet d'insister sur les transformations osseuses de l'arc mandibulaire, nous nous contenterons d'y prendre des exemples à l'appui des considérations générales ci-dessus et d'y définir quelques termes dont nous pouvons avoir l'emploi :

Plus on s'élève dans la hiérarchie animale, plus l'ossification devient le processus de différenciation squelettique prépondérant. Malgré le démenti qu'inflige l'exemple des OSTRACODERMES (Stensio) à cette proposition, si on veut lui donner trop de rigidité, elle reste juste quand on l'applique à l'ensemble des Gnathostomes et plus encore à une classe de ceux-ci. Chez un SÉLACIEN, les cartilages mandibulaire et palato-carré (squelette mandibulaire primordial) naissent et restent cartilagineux ; l'ossification apparaît chez les CHONDROSTÉENS et s'épanouit chez les TÉLÉOSTÉENS, parallèlement à l'évolution progressive des principaux organes corporels. L'ossification débute par des os dermiques, nés par réunion de petites écailles osseuses denticulées (Hertwig, 1874) ; puis ces plaques s'étendent et prennent une importance architecturale grandissante en même temps que les cartilages primordiaux diminuent ; mais ceux-ci ne sont pas destinés à disparaître complètement ; en cer-

tains points ils persistent en d'autres, sous l'action de forces mécaniques, à leur tour ils s'ossifient. Tous ces os vont s'engrêner ou même se souder et former une unité fonctionnelle nouvelle, osseuse (mandibulaire, par exemple) ou bien ils vont garder plus ou moins d'indépendance et constituer plusieurs unités osseuses là où il n'y avait, chez l'embryon, qu'une seule unité cartilagineuse (région palato-carrée par exemple).

Une autre proposition très générale est que : moins l'évolution phylogénétique est avancée, plus le *nombre* d'os dermiques est élevé. Ceci peut s'expliquer par l'origine dento-placoïde de ces os ; ainsi, des CHONDROSTÉENS aux TÉLÉOSTÉENS, il y a réduction *numérique* des os ; alors qu'on constate chez les Osteichthyes primitifs 6, 7, 8 ou plus, os « mandibulaires », il n'y en a plus que trois typiquement chez les TÉLÉOSTÉENS (1).

Envisageons sommairement les os, nés sur le territoire de l'arc Prbr 2 chez les Poissons, ne citant que les plus importants car les variations numériques sont grandes d'une espèce à l'autre :

a) Autour du cartilage de Meckel : le *dentaire* (dentale), le plus constant et abondamment denté, le plus étendu, se développe en dehors et au-dessus du cartilage de Meckel et forme une grande partie distale de la mandibule ; parfois, il n'est pas exclusivement dermique d'origine mais s'associe à un petit dérivé enchondral, l'os mento-meckélien. Au-dessous de lui se trouve souvent un *splénial* situé typiquement au bord antéro-inférieur de la mandibule. En arrière du dentaire est l'*angulaire*, visible surtout du côté externe, le plus souvent très développé. Sus-jacent à lui, il y a un *surangulaire* ; sur la face interne de la mandibule est parfois très étendu un *préarticulaire* (gonial).

b) Enfin, à l'extrémité proximale de la mandibule on observe un os constant, plus ou moins gros, s'articulant avec le carré, c'est l'*articulaire* développé aux dépens de l'extrémité dorsale du cartilage de Meckel. A l'extrémité distale de ce dernier, nous avons déjà cité le *mento-meckélien* ; mais l'ossification du cartilage mandibulaire peut être plus étendue (caractère plus primitif ; ainsi en est-il chez *Amia* (Van Wijhe, Allis, Goodrich, 1931) et plus encore

(1) R. Anthony et Mlle Friant (1932) viennent de soutenir la même idée générale (pluralité d'origine) à propos de l'évolution phylogénétique des dents des Mammifères.

chez *Saurichthys* où tout le cartilage s'ossifie en une seule pièce (Stensio, Goodrich, 1931). Tous les os précédents peuvent être subdivisés. Leur nom varie d'un auteur à l'autre et sont souvent interchangeables. Quel que soit leur nombre, ils forment fonctionnellement un bloc : la *mandibule*.

Chez les TÉLÉOSTÉENS, les plus évolués, la mandibule résulte habituellement de l'assemblage de seulement trois os : dentaire, angulaire, articulaire.

a) Autour du cartilage primordial palato-carré : les os dermique les plus typiques sont le *prémaxillaire* et le *maxillaire* (fig. 32), ce dernier étant denté ou édenté. A ces deux os, qui se développent d'autant plus que l'extrémité distale du palato-carré se réduit, se raccordent des os *palatins* ou *dermo-palatins* (1 à 3) en avant, l'*ectoptérygoïde* et l'*entoptérygoïde* (mésoptérygoïde, ptérygoïde) en arrière, tous en général munis de dents et bordant le côté externe du plafond de la cavité buccale (la partie moyenne est occupée par les vomers et le parasphénoïde).

Dans la région jugale, donc au-dessus des précédents, on voit une large plaque préoperculaire, souvent de constitution complexe. Cet os superficiel (préoperculaire, cf. aussi p. 91), articulé en arrière avec l'operculaire et le sous-operculaire, en haut avec des osselets spiraculaires, complété parfois en bas par d'autres pièces, recouvre avec ceux-ci une grande région latérale sous laquelle se trouvent les dérivés directs du carré, de l'hyomandibulaire et des parties dorsales des arcs « branchiaux » ; il faut enlever ces différentes pièces superficielles pour apercevoir les autres plus profondes dont nous avons ou dont nous allons parler.

b) Du cartilage palato-carré dérive un *auto-palatin* en avant et deux os postérieurs très importants : l'un supérieur en rapport avec la base du crâne, le *métaptérygoïde* ; l'autre inférieur articulé avec la mandibule, le *carré* ou quadratum (Q.).

*
* *

L'arc hyal (Prbr 1)

A. — PIÈCES CARTILAGINEUSES DE L'ARC HYAL. — Autant l'arc précédent est relativement simple et fixe dans son architecture primordiale (cartilagineuse), autant celui-ci semble

variable et difficile à interpréter. Beaucoup de discussions se sont élevées à son sujet, beaucoup de recherches demeurent nécessaires pour les clore. Nous choisirons les faits et les idées qui nous apparaissent les plus intéressants.

Chez tous les Poissons l'arc hyal est subdivisible en deux parties (Gegenbaur, 1872) : une dorsale à la mandibule intermédiaire à celle-ci et au neurocrâne et appelée, à cause de sa situation, de ses rapports et de son rôle, *hyomandibulaire* (Huxley, 1958) ; une ventrale, située en arrière de la mandibule, parallèlement à elle et appelée *hyoïdeum* (H).

L'*hyomandibulaire* est généralement composé d'une pièce ou, lorsqu'il est subdivisé, comprend une pièce principale nommée *suspensorium* ou *hyomandibulum* (Hmd). Hmd représente souvent, toujours pour certains auteurs, un *épihyal* (Eph), ce dernier terme, plus précis, impliquant l'homologie avec Epbr des autres arcs. L'*hyoïdeum* comprend typiquement les pièces qui sont ventrales à un *épihyal* et en particulier une principale à laquelle, par homologie, on donne le nom de *cératohyal* (Ceh).

Chez tous les Poissons, H garde la forme arcuale mais est plus volumineux qu'un *cératobranchial* ou qu'un Cebr et un Hybr.

Chez la plupart des SÉLACIENS (RAJIDÉS exceptés), chez *Chlamydoselachus*, *Notidanus*, *Heptanchus* par exemple, Hmd a encore la forme arcuale d'un Epbr mais chez tous les autres Poissons sa configuration se modifie beaucoup en même temps que son rôle ; il devient massif, pousse des apophyses ou processus qui assurent ses multiples relations en haut avec la région otique du crâne (processus otique et parfois un autre processus postérieur), en avant avec le ptérygo ou palato-carré (processus ptérygoïde), en arrière avec l'opercule (processus operculaire) quand il y a un opercule (*Osteichthyes*), en bas avec le cartilage de Meckel ou mandibule (processus mandibulaire des SÉLACIENS) et avec le reste de l'arc hyal c'est-à-dire l'*hyoïdeum*. Hmd est d'autant plus massif et les processus sus-dits tous présents et bien développés que la fonction sustentatrice hyo-mandibulo-operculaire de cette pièce est plus importante.

Le *cératohyal*, à l'image des Cebr, porte des radii chez tous les Poissons.

Hmd, comme les Epbr, en est pourvu chez les *Chondrichthyes* (sauf RAJIDÉS) mais pas chez les *Osteichthyes*.

Hmd et Ceh sont constants et sont les deux pièces capitales de l'arc hyal chez tous les Poissons (Dipneustes mis à part).

L'interprétation de Hmd est très difficile ; lorsque c'est la seule pièce dorsale au Ceh, comme chez la plupart des Chondrichthyes, on peut y voir un Eph ou un Eph et Phh confondus.

Mais chez les Osteichthyes, le territoire de Hmd, c'est-à-dire le squelette homodyname, est très souvent représenté par deux pièces cartilagineuses, indépendantes durant le développement

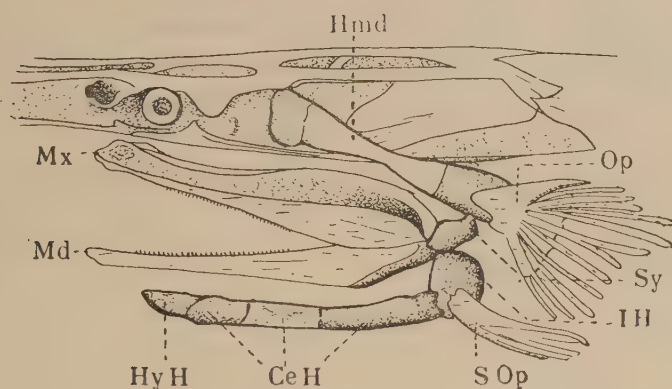


Fig. 26. — *POLYODON FOLIUM* adulte, vue latérale externe (d'après Bridge)

Forme radiée de l'operculaire et du sous-operculaire (en rapport avec l'interhyal). — En clair, tissu osseux.

(TÉLÉOSTÉENS : *Salmo*, Stöhr, 1882 ; de Beer, 1928) ou même chez l'adulte (CHONDROSTÉENS : *Acipenser*, *Polyodon*) ; ces deux pièces sont : Hmd proprement dit et, ventralement à lui, le *Symplectique* (Sy). On désigne sous le nom de hyomandibulo-symplectique ou hyo-symplecticum (Edgeworth, 1926 (HmdSy) la pièce cartilagineuse qui résulte de l'union des deux centres de chondrification sus-dits ; nous verrons qu'on appelle de même la pièce ostéo-cartilagineuse de l'adulte qui montre deux centres d'ossification superposables aux précédents.

Chez les Chondrichthyes le Sy n'existe jamais ; chez les Osteichthyes il ne manque que chez *Polypterus*.

Une autre unité est encore caractéristique des **Osteichthyes** (sauf peut-être certains **CHONDROSTÉENS** fossiles, Goodrich, 1931) ; c'est un petit cartilage intermédiaire à HmdSy et à Ceh : le stylohyal ou *interhyal* (Ih). Il est important de noter que chez un Poisson (*Polyodon*) Ih porte des rayons branchiostèges (fig. 26).

Le pharyngohyal (Phh) n'existe à l'état libre et net que chez les **HOLOCÉPHALES** (*Chimaera*, *Callorhynchus*) (Dean, 1906 ; Schauinsland, 1903 ; Sewertzoff, 1916) et à l'état vestigial et exceptionnel chez *Heptanchus* (Fürbringer, Braus, 1906), *Stegostoma* (Luther), *Laemargus* (Fürbringer), *Mustelus* (Luther, Sewertzoff) parmi les **Chondrichthyes** ou tout au moins est interprété comme tel par Sewertzoff (1916) et d'autres. Parmi les **Osteichthyes** on ne le trouve pas sauf peut-être chez l'embryon de *Cératodus* et d'*Acipenser* (Schmalhausen, 1923). Ajoutons qu'on a souvent considéré Hmd comme équivalent à un Eph et à un Phh confondus. On verra aussi que l'on interprété Hmd comme représentant parfois uniquement un Phh (Allis). Enfin, on a admis que Phh avait pu être primitivement double, c'est-à-dire formé d'un supra et d'un infrapharyngohyal (Schmalhausen, 1923).

L'*hypohyal* (Hyh) est exceptionnel et rudimentaire chez les **Chondrichthyes** actuels ; Sewertzoff (1916) interprète ainsi un petit cartilage rencontré chez un embryon d'*Heptanchus* (Braus, 1902), chez *Heptanchus* (Fürbringer, Sewertzoff), *Hexanchus cinereus* (White, Fürbringer), *Laemargus borealis* (White, 1896), *Scymnus*, *Scyllium*, *Pristiurus* (Fürbringer, Sewertzoff, 1916). Mais il est bien développé chez des fossiles : *Pleuracanthus* et *Acanthodiens* (Jaekel, 1925). Il est constant chez les **Téléostomes**.

Le *Basihyal* (Bah) ou copule hyale est, chez les **Chondrichthyes**, très net et y sert d'appui aux arcs Prbr 1 et Br 1. Souvent il a un prolongement lingual (*processus lingual* ou *glossique*) (cf. p. 92) ; il y est tout à fait indépendant des autres copules à cause de l'absence de Babr 1 (fig. 14 et 15). Chez les **Osteichthyes** il est plus variable : parfois absent (*Polypterus*) le plus souvent présent (*Acipenser*, *Amia*, *Salmo*) et présentant en avant delui un processus lingual (fig. 23).

Il résulte de cette énumération que l'arc hyal peut présenter un nombre de pièces supérieur au nombre de pièces de l'arc type, mais celles-ci ne se rencontrent pas toujours ensemble, les formules les plus intéressantes sont chez l'adulte, les suivantes :

Chondrichthyes

<i>Pleuracanthus</i>	Hyd		Ceh		Hmd	
<i>Acanthodes</i>		Hyh	Ceh		Hmd	
Ou suivant Jaekel.....		Hyh	Ceh	Eph		Phh
<i>Holocéphales</i>	Bah		Ceh	Eph		Phh
<i>Notidanides</i>	Bah		Ceh		Hmd	
<i>Hétérodonte</i>	Bah		Ceh		Hmd	
<i>Scyllioïdés</i>	Bah		Ceh		Hmd	
(Exceptionnellement)...	Bah	Hyh	Ceh	Eph		Phh
<i>Rajidés</i>	formule spéciale (Cf. plus loin).					

Téléostomes

<i>Polypterus</i>		Hyh	Ceh	Ih	Hmd	Hmd
<i>Chondrostéens</i>		Hyh	Ceh	Ih	Sy	Hmd
<i>Holostéens</i>		Hyh	Ceh	Ih	SyHmd	
<i>Téléostéens</i>	Bah	Hyh	Ceh	Ih	SyHmd	

Les formules de composition numérique de l'arc hyal montrent des dissemblances d'une espèce à l'autre et soulèvent en conséquence de nombreux problèmes concernant les homologues et de l'arc et de ses pièces. Nous ramènerons ces problèmes à quatre :

1° L'arc hyal a-t-il une constitution totalement, partiellement ou nullement comparable à celle d'un autre arc ?

2° Est-il homologue chez tous les Chondrichthyes ?

3° Chez tous les Osteichthyes ?

4° Chez tous les Poissons ?

1° COMPARAISON DE L'ARC HYAL A UN ARC BRANCHIAL TYPE. — Si l'on considère un stade précoce du développement (stade précartilagineux), tous les arcs viscéraux, quels qu'ils soient, sont comparables, homologues entre eux. Ce sont des bandes arquées, continues, de tissu présquelettique. Leurs rapports avec les vaisseaux, les nerfs et même les muscles branchiomériques sont semblables.

Mais dès le stade de chondrification, chaque arc a déjà ses caractéristiques particulières, ses adaptations.

Pour Sewertzoff et la majorité des auteurs, l'arc hyal a été branchial, a fonctionné comme un arc branchial, a possédé les 4 pièces (et même les 5 si l'on ajoute la copule) d'un arc branchial type et parmi ces pièces l'épi et la cératohyal ont porté les radii branchiaux, caractéristiques de ces deux pièces, et souvent les conservent encore (fig. 18).

Quelle que soit la véracité de la théorie de Sewertzoff (théorie que nous avons exposée et admise dans ses points les plus importants), il est impossible de nier l'homologie d'un hypohyal, d'un cératohyal, d'un épihyal, d'un pharyngohyal, quand ces pièces sont nettement représentées (1) avec les pièces homonymes « branchiales » (Br).

D'un autre côté, l'arc hyal s'étant adapté à de nouvelles fonctions, a tantôt perdu certaines de ces pièces, tantôt les a profondément modifiées, tantôt en a acquis de nouvelles, ce sont ces deux dernières néoformations qui vont particulièrement retenir notre attention.

*
* *

2° COMPARAISON DE L'ARC HYAL CHEZ LES CHONDRICHTHYES :

a) Les HOLOCÉPHALES (*Chimaera*, *Callorhynchus*) sont les seuls Poissons chez lesquels on constate parfaitement l'existence d'un pharyngohyal (fig. 27). Hmd y est sans conteste un épihyal, Hyoïdeum est un cératohyal ; comme il n'y a pas de Hyh, Ceh se prolonge jusqu'à la copule, c'est-à-dire jusqu'au Bah. La présence d'un Phh est, suivant ce qui a été déjà dit, l'indice d'un état très primitif. Par contre, l'extrémité ventrale de l'arc (absence de Hyh) est plus évoluée, si l'on admet avec Sewertzoff que tout arc a eu

(1) Ainsi : Hyh d'un Téléostéen, Ceh de Polypterus, Eph et Phh d'un Holocéphale, par exemple.

primitivement ses 4 pièces : ou est moins évoluée si l'on admet avec Gegenbaur que Hyh, de même que Phh, sont des formations phylogénétiquement secondaires par rapport aux deux pièces moyennes et principales, Ceh et Eph.

b) Chez un SÉLACIEN très primitif, *Pleuracanthus*, il n'y a pas de Phh libre, net ; par contre c'est le seul Sélacien ayant une paire

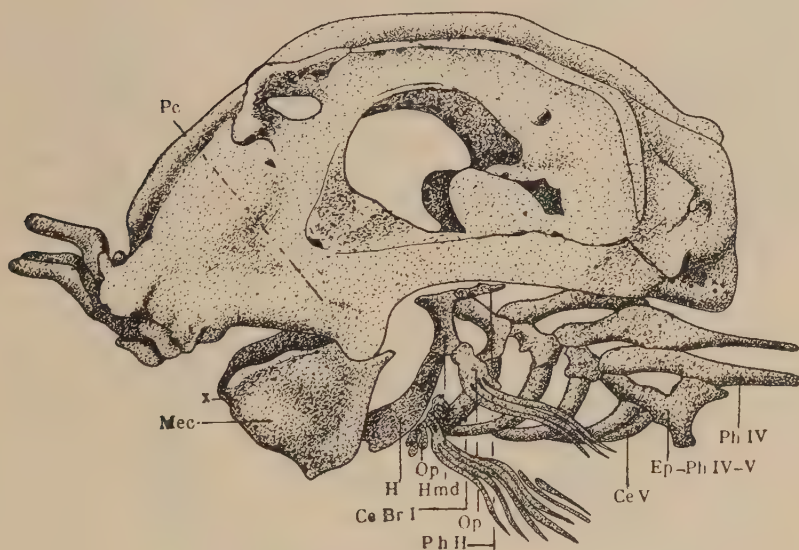


Fig. 27. — Vue latérale du squelette céphalique chez un embryon (85 mm.) de *Callorhynchus antarcticus* (reconstruction de Schauinsland).

Autostylie. Hyperdéveloppement des radii branchiaux dans l'opercule hyal (Op) ; grand développement des Phbr ; présence d'un Phh, d'un basimandibulaire (x).

de Hyh dont les extrémités distales tiennent lieu de copule et semblent même être à l'origine de leur formation (p. 54). Chez les *Acanthodes* Jaekel (1925) admet la présence de 4 pièces hyales comme chez les HOLOCÉPHALES, mais ses observations sont discutables.

c) Chez les Sélaciens NOTIDANIDES Hmh et H ont encore une disposition et une forme très régulières c'est-à-dire rappelant nettement celles de l'épi et du cératobranchial de l'arc type (fig. 28 A).

d) Mais au fur et à mesure que Hmd va acquérir des fonctions sustentatrices « hyomandibulaires » plus importantes, il va s'accroître entre les deux pièces une différence de forme et un *décalage* (fig. 28 B).

Ce décalage est poussé plus loin que chez n'importe quel autre Poisson chez les RAJIFORMES ; chez *Raja*, il y a même *disconti-*

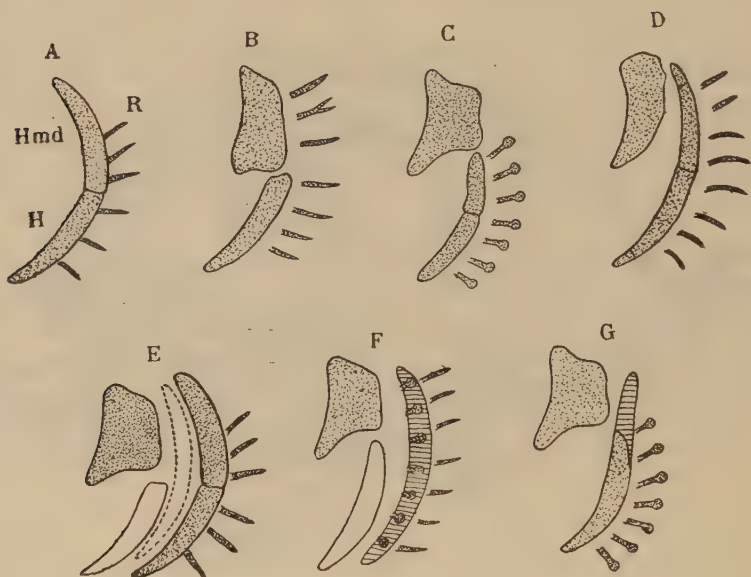


Fig. 28. — Evolution de l'arc hyal chez les Chondrichthyes.

A, B, C, D, (Gegenbaur), Conception de Gegenbaur. — A, Notidanide. — B, Scyllidé, C, Torpédidé, D, Rajidé. — Décalage, puis néo-segmentation de l'Hyoïdeum. Conception de Van Wijhe ; réapparition de la duplicité primitive de l'arc hyal chez *Raja* ; formation d'un arc hyobranchial entre Prbr 1 et Br 1. En clair (le H) et en pointillé (la fente supposée) ce qui a disparu. — E, conception de Krivetzki, néoformation d'un arc hyal supplémentaire (pseudo-hyoïdeum de K) aux dépens des radii de l'arc primitif, dont il ne persiste que F, conception d'Edgeworth, qui revient à celle de Krivetzki, décalage entre Hmd et H et néoformation à la partie supérieure de H.

nuité entre Hmd et H ; l'arc est formé de deux parties : l'une, Hmd, est antérieure et dorsale ; l'autre, H, est postérieure et est composée de deux ou même de 3 pièces qui ressemblent étroitement à un cératohyal, un épihyal et un pharyngohyal, ces deux dernières (Eph et Phh) ou cette dernière (Eph) se trouvent placées juste en *arrière* de Hmd, or Hmd représente, lui aussi, un Eph ou

un Eph et Phh confondus. Nous sommes donc en présence d'un arc hyal (desservi par le nerf VII) qui serait en partie doublé ou dédoublé (fig. 28 G, D et fig. 29).

Le problème soulevé par les RAJIDÉS a beaucoup occupé et occupe encore les zoologistes. Nous allons examiner les principales thèses émises à son sujet.

Théorie de Van Whije. — Chez les RAJIDÉS on se trouve principalement en présence de deux pièces qui l'une et l'autre peuvent être interprétées comme épihyal. Mais il y a d'autres cas analogues, ainsi chez *Protopterus* (DIPNEUSTE) il y a apparence de deux Ceh (fig. 42 et 43). Chez les TÉLÉOSTÉENS, le nerf VII passe à travers Hmd comme si cette pièce résultait de la fusion de deux Eph. Enfin, chez les Téléostomes certains pièces (comme par exemple l'interhyal), en sus du nombre normal des pièces de l'arc type, pourraient être aussi interprétées comme des doubles.

Aussi Van Wijhe (1882, 1893, 1902), Dohrn (1885), etc., ont émis l'hypothèse que chez ces Poissons (le plus nettement chez *Raja*) se serait formé ou plutôt serait réapparu un arc (*mais pas de fente*) entre Prbr 1 et Br 1 ; ainsi, chez *Raja*, Hmd représenterait la partie dorsale d'un arc et ce qui est caudal à Hmd serait un nouvel arc entier ; chez *Torpédo* il y aurait la moitié dorsale d'un arc antérieur et la moitié ventrale d'un arc postérieur au précédent (fig. 28 E) ; chez tous les Poissons, l'arc hyal serait théoriquement double et manifesterait plus ou moins cette duplicité.

Quand on étudie la métamérie axiale céphalique, on constate qu'en général à chaque somite, qui « dorsalement » s'y forme, correspond « latéralement » un branchiomère. Pour Van Wijhe, Neal, etc., le quatrième somite (celui qui correspond au branchiomère Br 1) résulterait de la fusion de deux somites, contiendrait en puissance un somite disparu (entre troisième et quatrième) ; son branchiomère aurait également disparu mais pourrait, au moins en partie, réapparaître. Si beaucoup ont accepté cette hypothèse, qui résoudrait bien des difficultés dans l'interprétation des pièces arcuales, par contre beaucoup d'autres s'y sont opposés : pour Edgeworth, Ziegler, de Beer, Goodrich (1931), rien dans le développement des arcs ne paraît justifier l'hypothèse de Van Wijhe ; on ne voit pas, à un stade, les traces de deux arcs mais on constate simplement le décalage progressif des deux parties

(dorsale et ventrale) d'un seul arc. Ajoutons qu'on a voulu voir également dans la disposition des neuromères une preuve à la supposition de Van Wijhe : la crête ganglionnaire du nerf V se

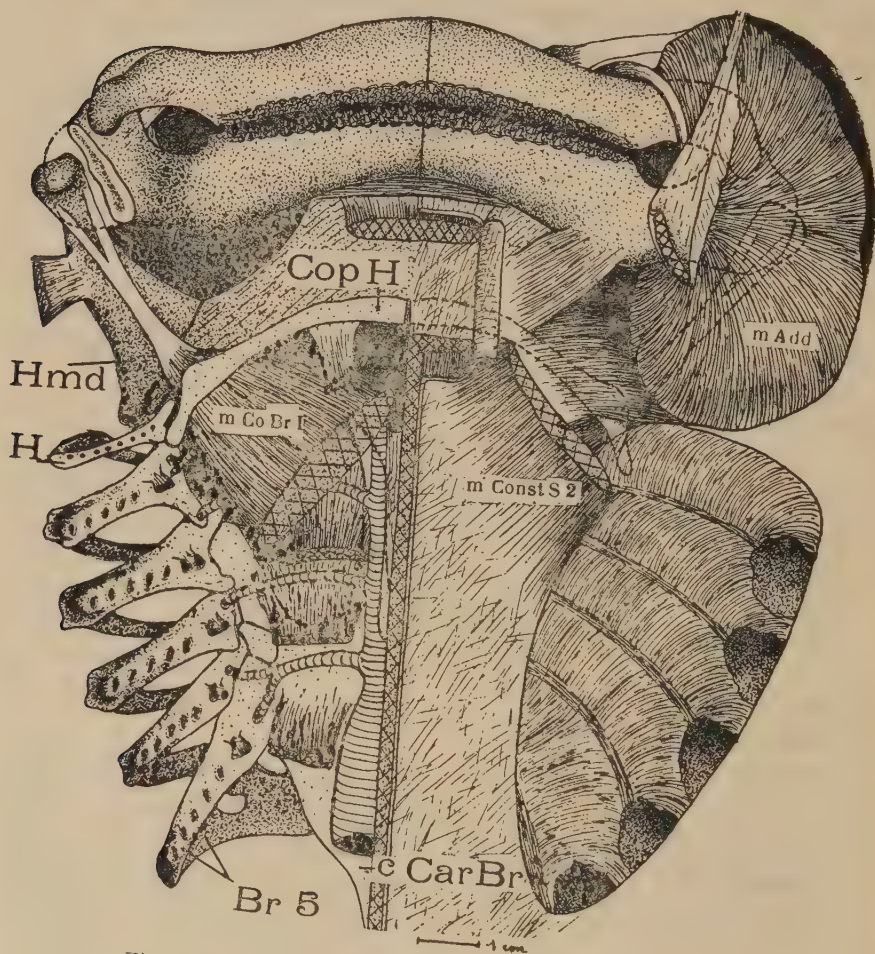


Fig. 29. — Vue ventrale de *RAJA OXYRHYNCHUS* Bl.

Plan superficiel à g. (orifice des fentes Br) et profond à d., disposition des radii, reséqués, sur les Cembr ; m. caraco-branchiaux, sectionnés, allant sur la copule, Hmd, Bah, Md.; pseudo-hyoïdium (Psh) (ad. nat.).

détache des encéphalomères 1, 2, 3 ; l'encéphalomère 5 donne la crête ganglionnaire du nerf VII ; le 7° donne le ganglion du nerf IX, etc. ; l'encéphalomère 4 n'a pas de racine dorsale, de nerf viscéral, ceci indiquerait que son branchiomère aurait disparu.

Mais, comme le fait remarquer justement Wintrebert (1921) n'en est-il pas de même du 6° ? Et, comme dit Brachet (1921), la neuromérie n'est-elle pas un fait tardif comparativement à la formation des somites et des branchiomères ?

Quoiqu'on dise cependant à l'heure actuelle, l'hypothèse de Van Wijhe ne peut pas être définitivement condamnée ; elle reste improbable, mais les explications qui lui ont été substituées ne sont pas à l'abri de toute critique.

*
**

Théorie de Gegenbaur (1872). — Pour Gegenbaur, la position nouvelle de H par rapport à Hmd chez *Raja* est la conséquence d'un décalage entre ces deux parties, d'un recul de H. En outre H s'est allongé et subdivisé ; entre les NOTIDANIDES et *Raja*, *Torpédo* serait une forme de transition ; la disposition chez *Raja* ne se serait donc pas installée brutalement mais résulterait d'une progressive évolution.

*
**

Théorie de Krivetzki. — Pour Krivetzki (1917) Hmd de *Raja* représente un vrai Eph (confondu peut-être avec un Phh), homologue de Hmd (Eph) des NOTIDANIDES ; par contre, tout le reste de l'arc hyal serait une nouvelle formation explicable de la façon suivante (fig. 28 F) :

Il est fréquent de voir chez les SÉLACIENS les radii de chacune des deux pièces principales d'un arc se souder entre eux proximale-ment et constituer une base commune (fig. 18). Sur la face craniale et externe de ces radii est placée, parallèlement à l'arc, l'artère branchiale afférente ; sur la face caudale et interne est placée l'artère efférente ; au niveau de l'articulation Epbr-Cebr (aussi bien que Eph-Ceh), une artère « commissurale » existe qui, pour gagner l'efférente, passe sur la face craniale et externe du Ceh (fig. 30 A). Telles sont les dispositions habituelles. Chez *Raja*, en arrière de Hmd, la nouvelle formation arcuale ressemble à un arc complet, porte des radii non fusionnés entre eux et enfin a les vaisseaux branchiaux précédemment décrits ; mais, fait important, l'artère

commissurale passe sur la face caudale et interne du néo-Ceh ; autrement dit, cette anastomose vasculaire a les mêmes rapports avec ce Ceh que ceux qu'elle avait avec la base des radii fusionnés chez les autres SÉLACIENS (fig. 30 D). Krivetzki admet alors que chez l'ancêtre de *Raja* il y a eu les temps évolutifs suivants :

1° Soudure de la base des radii de l'arc hyal primitif (*Pristiurus*, *Cestracion*, par exemple) ;

2° Disjonction entre l'arc primitif et ses radii, ceux-ci se déplaçant caudalement ;

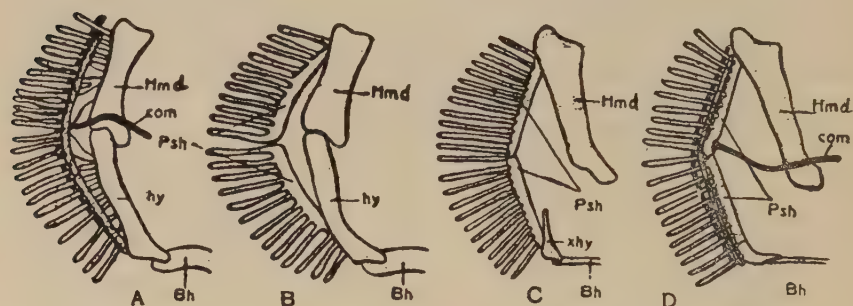


Fig. 30. — Vue latérale de l'arc hyal A chez un SELACIEN, B chez SCYLLIUM, C. RHINOBATUS, D. RAJA.

Pour montrer la formation du pseudo-hyoïdeum (Psh) aux dépens des radii, progressivement soudés à leur base (A.B.), puis isolés de l'arc primitif (C. D.). Atrophie simultanée (xhy) (C) et disparition (D.) de l'hyoïdeum (hy). Com. vaisseau commissural ; art. afférente en clair, efférente en noir (A. et D.), (d'après Krivetzki).

3° Atrophie (*Rhincobatus*) et disparition (*Raja*) du cératohyal primitif, en même temps qu'en arrière la base des radii épiphyaux et la base des radii cératohyaux s'épaississaient de façon à reconstituer 2 pièces ayant toutes les apparences de l'épihyal et du cératohyal dont elles dérivent ; ces deux pièces nouvelles et leurs radii ont, avec les artères branchiales, les mêmes rapports que ces artères avaient primitivement avec les radii et les bases de ces radii.

Chez *Rhynchobatus*, Krivetzki trouve une forme de transition : la persistance d'un cératohyal primitif vestigial (fig. 30 C).

De Beer (1926, 1932) qui adopte la même conception, découvre sur ce Ceh des rudiments de radii.

K. Fürbringer (1904), avant Krivetzki, a formulé une explication analogue pour l'arc supplémentaire de *Protopterus*.

*
* *

Opinion d'Edgeworth. — Cet auteur défend la théorie de Gegenbaur après avoir étudié chez l'embryon de *Scyllium*, *Acanthias vulgaris*, *Torpedo ocellata* et *marmorata*, *Raja clavata*, le développement de l'arc hyal (1931). Vainement, il recherche dans l'ontogénèse une image de dédoublement de l'arc hyal selon la conception précédente. A aucun stade il n'en voit trace chez *tous* les embryons sus-dits (contrairement à Dohrn) ; l'arc hyal se développe comme un autre arc avec la seule différence qu'il y a, chez *Raja*, à un stade encore procartilagineux, décalage entre ses parties ventrale et dorsale et allongement ultérieur de la partie ventrale dans la direction dorsale comme Gegenbaur l'avait supposé en s'appuyant sur des données anatomo-comparatives. Les radii, sur *tous* les arcs, chez *tous* les SÉLACIENS, naissent indépendants puis se fusionnent avec les pièces arcuales (plus précocement apparues) qui se sont formées en arrière de Hmd. Les rapports artériels sont chez *Raja* comme ils sont chez les autres SÉLACIENS (fig. 28 G).

L'importance des objections d'Edgeworth à la thèse de Van Wijhe, de Dohrn, à celle de Krivetzki, se résument surtout au fait qu'il n'y a pas trace, à un stade quelconque du développement, d'une duplication de l'ébauche squelettique hyale. Si nous admettons la justesse de cette constatation négative, il faut reconnaître qu'Edgeworth pas plus que Gegenbaur n'explique rien ; nous pouvons accepter raisonnablement un décalage entre Hmd et H, mais nous ne pouvons pas comprendre comment H, qui est réduit à un Ceh chez les SÉLACIENS ordinaires (*Scyllium* par exemple), peut non seulement s'allonger dorsalement, mais se segmenter, c'est-à-dire néoformer une pièce à laquelle il est difficile de refuser le qualificatif d'épihyale (vraie ou pseudo). Seule la théorie de Krivetzki, quelle que soit sa justesse, est explicative.

Théorie d'Allis. — Pour Allis (comme pour Sewertzoff) les ancêtres des Chondrichthyes avaient un arc hyal composé de quatre pièces de l'arc viscéral type ; il y avait donc un Phh dorsalement à l'épihyal ; cette disposition n'est plus évidente que chez les HOLOCÉPHALES. Chez les RAJIDÉS, Allis émet l'hypothèse que le Phh s'est hyperdéveloppé, s'est déplacé en avant et a formé Hmd, tandis qu'en arrière de lui persistaient Eph et Ceh. Chez les autres SÉLACIENS, Phh aurait disparu et Hmd représenterait un Ephh. Cette conception paraît donner une explication qui reste toutefois à démontrer.

En résumé, des théories précédentes, une seule (Allis) rejette l'homologie de Hmd chez tous les Chondrichthyes. Gegenbaur, Edgeworth, Van Wijhe, Dohrn, Gaupp, Krivetzki, de Beer, Goodrich, etc. l'admettent avec, il est vrai, plus ou moins de certitude. Pour tous ces auteurs (sauf Allis), Hmd représente toujours un Eph primitif. Pour tous, le Phh existe sans conteste chez les HOLOCÉPHALES. Pour Sewertzoff, il apparaîtrait rudimentaire et exceptionnel chez d'autres Chondrichthyes.

Pour expliquer le déplacement caudal de l'hyoïdium des RAIES et surtout son allongement dorsal, certains font appel à la réapparition d'un arc en arrière de l'arc hyal, c'est-à-dire à la *duplicité primitive* du branchiomère hyal (Van Wijhe, Dohrn). D'autres conçoivent un *dédoublement* du squelette hyal (Krivetzki, de Beer). La présence d'un rudimentaire cératohyal en avant de l'hyoïdium chez *Rhynchobatus* est aussi favorable à la théorie de Van Wijhe qu'à celle de Krivetzki. La théorie de Gegenbaur ne nous paraît pas explicative. Celle d'Allis s'oppose à toute duplicité, à tout dédoublement et imagine dans Hmd des RAIES un Phh hypertrophié atypiquement déplacé.

Entre toutes ces conceptions, nous ne saurions choisir avec certitude. Cependant, l'explication la mieux présentée est celle de Krivetzki. Mais Gaupp, en 1905, demandait de nouveaux documents. Il en est encore besoin. Les justes critiques d'Edgeworth en font foi.

*
**

3° INTERPRÉTATION DES PIÈCES HYALES CHEZ LES OSTEICHTHYES. —

On a vu que chez la plupart des Osteichthyes (DIPNEUSTES mis à part) apparaissent un interhyal et un sympléctique. Un premier

problème est d'expliquer si ces pièces sont des néoformations ou des subdivisions des pièces types.

A) *Questions de l'interhyal.* — Examinons d'abord les hypothèses émises à propos de la première de ces pièces, l'interhyal ou stylohyal.

*
* *

Interprétation de Pollard : l'interhyal n'existe que chez les Osteichthyes. Pollard (1895) essaye de démontrer que les SÉLACIENS le possèdent aussi.

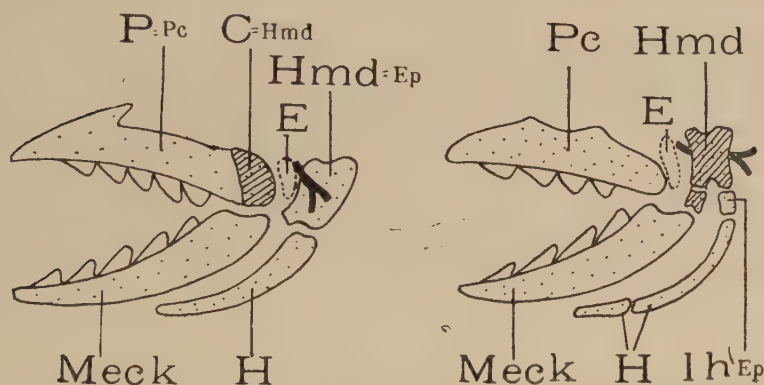


Fig. 31. — Deux schémas pour expliquer l'hypothèse de Pollard.

En petits caractères: désignation des pièces suivant la conception de cet auteur. Hmd des Téléostomes dériverait du carré (c) des Sélaciens; Ih des Téléostomes serait l'homologue de Hmd des Sélaciens (A). — En petits caractères, les noms utilisés par Pollard.

Chez *Heptanchus* (par exemple), le palato-carré s'articule en un point de neurocrâne (à la capsule otique, près du canal semi-circulaire externe), qui est exactement le même que celui qui sert d'appui à l'hyomandibulum des Téléostomes (*Silurus*, *Polypterus*, par exemple). Pour lui, ce point neurocrânien est fixe; est homologue ce qui s'y attache; par conséquent, Hmd des Téléostomes est homologue du processus oticus du palato-carré des SÉLACIENS (fig. 31); une preuve matérielle en serait donnée par la continuité (transitoire) du Pq avec Hmd chez l'embryon de TÉLÉOSTÉEN (*Silurus*, *Blennius*, par exemple). (Cette continuité est discutée; Goodrich (1931) dit que c'est un fait ontogénétiquement secondaire.)

Mais les SÉLACIENS ont, en arrière de leur Pq, un Hmd auquel fait suite ventralement, sans interposition d'interhyal, un hyoïdeum (Ceh). Que représente leur Hmd ? Pollard répond : un interhyal, exceptionnellement étendu jusqu'au neurocrâne. Ajoutons qu'on en arrive ainsi à considérer Ih des Téléostomes comme équivalent à un Eph.

Mais, dans l'hypothèse de Pollard, à quel arc appartient Hmd ? Comme on le verra plus loin, le nerf VII passe entre Pq et Hmd avant de se placer en dehors de Hmd, chez les SÉLACIENS. Mais chez les Téléostomes le nerf VII passe toujours (complètement ou partiellement) en dedans de Hmd, puis en arrière de lui (ou à travers à lui). L'hypothèse de Pollard n'est donc acceptable que si l'on considère Hmd des Téléostomes comme une partie détachée du palato-carré, c'est-à-dire de l'arc Prbr 2. Contrairement à ce que remarque Goodrich (1931), l'hypothèse de Pollard ne nous paraît pas alors inconciliable avec les différentes situations du nerf VII chez les Poissons. Mais cette hypothèse nous apparaît insoutenable si on veut expliquer les rapports de Hmd avec la fente spiraculaire ; celle-ci est un vrai point fixe ; chez tous les Poissons elle est toujours devant Hmd et il est impossible de ne pas appeler Prbr 2 ce qui est devant et Prbr 1 ce qui lui est caudal.

*
* *

Interprétation d'Allis. — Pour Allis (1918-1928), l'épithyal des Téléostomes se serait très atrophié et réduit à son extrémité distale, devenant ainsi l'interhyal. Par contre, ses radii branchiaux se seraient fusionnés, hyperdéveloppés, et constitueraient une nouvelle pièce : Hmd. Cette conception est ingénieuse, mais très hypothétique. Edgeworth (1926) n'y trouve aucun appui dans l'ontogénèse. Il nous semble que l'évolution phylogénétique montre en général l'atrophie des radii avant celle de la pièce qui les supporte.

*
* *

Autres interprétations. — Stöhr (1882) a décrit Ih comme se séparant secondairement du cératohyal au cours de l'ontogénèse, mais cette observation n'a pas été confirmée par de Beer (1928). De Beer a suivi le développement des centres cartilagineux de l'arc hyal chez *Salmo* (comme Stöhr) et en donne de probantes figures ; la succession des centres est la suivante :

a) Ceh — b) Hmd — c) Sy — d) Union de Hmd et Sy — e) Hyh
f) Ih — g) Bah. L'interhyal est donc relativement tardif ; il naît par un centre propre, indépendant des centres voisins (fig. 19 et 20).

Ajoutons que Sewertzoff (1931) comme Stöhr admet que Ih est une subdivision du Ceh.

Van Wijhe (1882) chez divers Téléostomes adultes décrit Ih comme une partie de l'hyoïdeum ($H = Ih + Ceh + Hyh$) ; fonctionnellement, cette classification n'est pas critiquable, car l'interhyal est typiquement inclus dans le ligament hyo-suspendeur ; mais il ne se prononce pas nettement sur l'origine de cette pièce ; il risque avec septicisme que Ih des Téléostomes est comparable à la pièce supérieure (Eph) de l'hyoïdeum des RAIES, hypothèse peu probable.

Gaupp (1905) se demande si l'interhyal n'est pas une formation d'importance secondaire, une sorte de cartilage sésamoïde développé dans l'épaisseur du ligament hyosuspendeur. Norman (1926) chez l'Anguille reprend la même hypothèse.

Goodrich (1931) en fait également une néoformation. Cette hypothèse nous semble contredite par le cas, unique il est vrai, de *Polyodon* où Ih, très développé, porte des rayons branchiostèges (fig. 16).

Pour Edgeworth (1926) l'épihyal des Osteichthyes s'est fragmenté par adaptation fonctionnelle et Ih en est une partie au même titre que Hmd et Sy. Chez l'embryon de *Ceratodus*, par exemple, Edgeworth voit une ébauche procartilagineuse epihyale puis dans celle-ci trois centres de chondrification (Hmd — Sy — Ih).

En résumé : nous rejeterons la conception qui fait de l'interhyal une néoformation d'origine et d'importance secondaire, parce que chez *Polyodon* cette pièce est volumineuse et porte des rayons branchiostèges. Bien qu'ils suivent des voies assez différentes, presque tous les auteurs qui n'acceptent pas l'idée précédente arrivent à faire de l'interhyal un épihyal (Pollard, Allis) ou une partie détachée de l'épihyal (Edgeworth) ; il faut reconnaître que cette dernière vue, à laquelle nous nous rallions, n'est pas encore suffisamment démontrée par l'ontogénèse pas plus que celle-ci ne démontre que l'interhyal s'est détaché du cératohyal comme l'admettent Stöhr, Sewertzoff.

Question du symplectique. — Le symplectique se développe dans le blastème presqu'élettique, dont dérive la partie dorsale de l'arc hyal (fig. 19 I). Allis (1928), par un mécanisme imaginatif assez complexe le considère comme un Phh qui se serait déplacé ventralement jusqu'à venir au contact du palato-carré.

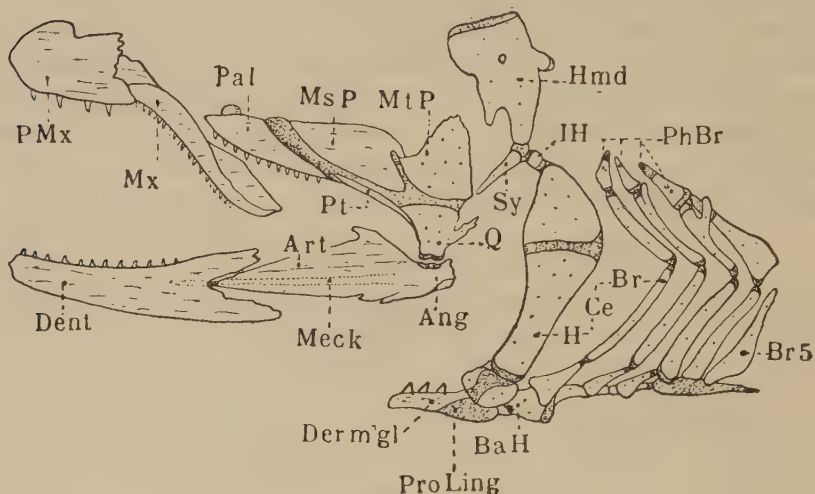


Fig. 32. — Appareil viscéral de *SALMO FARIO* adulte, vue latérale externe (Parker et Hastwell), en partie dissocié

Cartilages en foncé — os de membrane, semés de lignes ; os de cartilage, semés de points.

Mais l'hypothèse la plus simple est d'interpréter le Sy comme une *subdivision de l'épihyal* (Norman, 1926 ; Sewertzoff, 1931). Rappelons qu'il est rarement absent chez les Poissons osseux (*Polypterus*) ; qu'il persiste indépendant chez les CHONDROSTÉENS (fig. 22) et qu'il se soude précocement, chez les HOLOSTÉENS et TÉLÉOSTÉENS, à Hmd, en tant que pièce cartilagineuse (Stöhr, 1882) (fig. 19 II), car il y reprend son autonomie en tant qu'os (fig. 32). Nous ne saurions expliquer pourquoi il a ce maximum d'indépendance chez les CHONDROSTÉENS ; chez *Polypterus* on peut admettre qu'il ne s'est pas isolé ; et chez les HOLOSTÉENS et TÉLÉOSTÉENS on doit voir, dans sa condition, une preuve de son étroite dépendance originelle avec Hmd.

Question de l'hyomandibulum. — L'homologie de Hmd chez les Poissons osseux est discutable à cause de la variation de ses rapports avec le nerf VII (branche hyomandibulaire) d'une espèce à l'autre, ces différences sont schématisées d'après Goodrich (1931) dans la fig. 32 et dans les exemples suivants :

- A) Chez un CHONDROSTÉEN comme *Acipenser*, le nerf VII sort en arrière de Hmd et ensuite se subdivise en branche pré-trématique (mandibulaire) et post-trématique (hyoïdienne) ; cette disposition (atypique par rapport aux autres arcs et par rapport à l'arc hyal des SÉLACIENS) du nerf viscéral par rapport au squelette arcual sera expliquée plus loin (p. 87).
- B) Chez *Polypterus*, le nerf VII passe aussi en arrière de Hmd, mais auparavant émet sa branche mandibulaire de telle sorte que Hmd est compris dans la bifurcation du nerf VII (Van Wijhe, 1882 ; Allis, 1922) ; cette particularité reste inexpliquée.
- C) Chez les HOLOSTÉENS et TÉLÉOSTÉENS, le nerf VII passe à travers Hmd et se subdivise ensuite.

Cette dernière disposition a donné lieu aux explications suivantes :

Conception d'Edgeworth. — Pour cet auteur la genèse en est très simple : chez un embryon, le nerf VII est d'abord caudal au squelette cartilagineux arcual ; secondairement, il se trouve enveloppé par l'*excroissance caudale du cartilage Hmd* (1926) ; de Beer, comme Edgeworth, donne d'excellentes figures de ce processus chez *Salmo* (1928).

*
* *

Conception d'Allis. — Pour Allis (1915-1918), Hmd des Téléostomes représenterait non pas un Eph, mais le résultat de la soudure des radii de cette pièce primitive (réduite elle-même à ce qu'on appelle interhyal) ; chez les CHONDROSTÉENS Hmd serait préfacial parce que formé uniquement d'une pièce interarcuale dérivée des

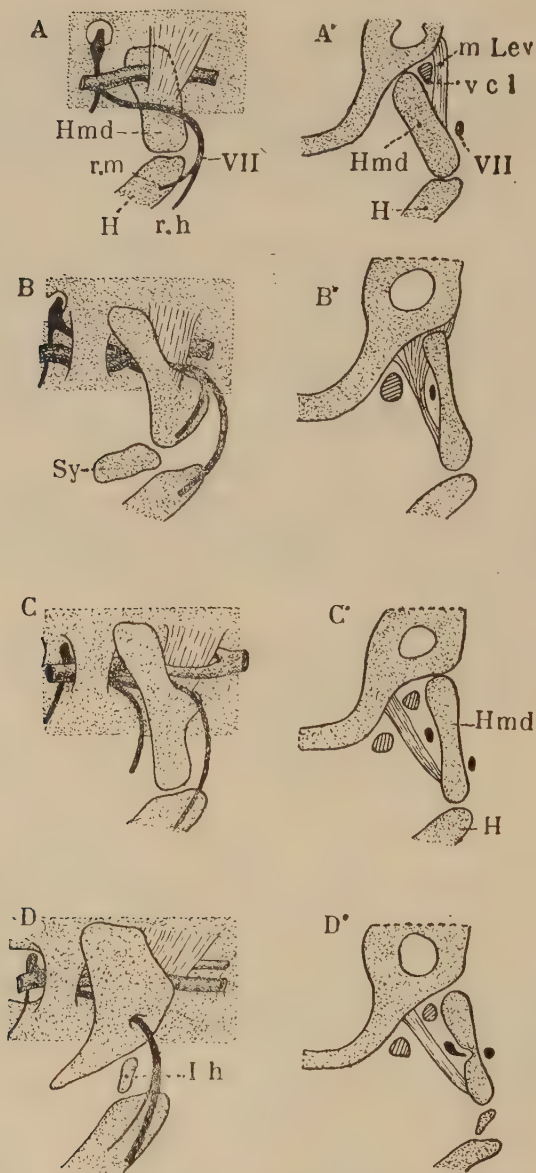


Fig. 33. — Différences de rapports de Hmd avec le nerf VII, la veine capitis latéralis (V) et le muscle levator hyomandibularis (M. Lev.) (d'après Goodrich) :

A. SÉLACIEN. — Muscle, nerf et veine sont en dehors de Hmd, en B.C.D.
 B. ACIPENSER. — Le nerf VII et ses deux branches (r. m., mandibulaire ; r. h., hyomandibulaire) passent en arrière de Hmd.
 C. POLYPTERUS. — Les deux branches du VII passent de part et d'autre de Hmd.

D. HOLASTÉENS, TÉLEOSTÉENS. — Le nerf VII passe à travers Hmd.

A.B.C.D. — Vues latérales externes gauches.

A'B'C'D'. — Coupes frontales correspondantes.

radii antérieurs de Eph ; chez *Polypterus*, la partie supérieure de Hmd, partie préfaciale, serait également uniquement formée des radii antérieurs de Eph ; enfin chez les TÉLÉOSTÉENS Hmd résulterait de la soudure de radii antérieurs et de radii postérieurs lesquels auraient enfermé entre eux le nerf VII. De Beer (1925) admet cette conception.

Edgeworth (1926) a reproché à cette thèse le fait que rien dans l'ontogénèse ne montre cette duplicité primitive de Hmd ; sa propre explication a, au contraire, le mérite d'être appuyée par les images embryonnaires et c'est elle que nous accepterons.

Ajoutons que Norman (1926) pense à l'origine aux dépens du neurocrâne de l'extrémité dorsale articulaire de l'Hmd des TÉLÉOSTÉENS.

*
* *

4° COMPARAISON DE L'ARC HYAL DES CHONDRICHTHYES A L'ARC HYAL DES OSTEICHTHYES. — Nous ne nous occuperons plus que de l'homologie de Hmd, homologie qui est discutable surtout d'après la différence de rapports de cette pièce avec des éléments vasculo-nerveux (fig. 32) : chez tous les Osteichthyes le nerf VII (branche hyomandibulaire) ainsi que la vena capitis lateralis passent en dedans de Hmd ; chez tous les Chondrichthyes les éléments précédents sont en dehors de Hmd. Ces dispositions ont donné lieu aux explications suivantes :

Conception de Goodrich. — Goodrich (1931) explique ces dissimilitudes par un « déplacement » du processus otique de Hmd : quoiqu'en aie dit précédemment Pollard (p. 79), cette apophyse aurait changé de place ; plus ventrale chez les SÉLACIENS, elle serait devenue plus latérale chez les Téléostomes : nerf et veine n'auraient pas bougé.

*
* *

Conception de de Beer. — Pour de Beer (1924) l'explication est peu différente : chez les ancêtres des SÉLACIENS, Hmd aurait possédé deux processus articulaires avec le crâne : un otique et un basal, entre lesquels passaient typiquement les éléments vasculo-

nerveux sus-dits. De Beer voit chez l'embryon de *Ceratodus* (les DIPNEUSTES ont des caractères très primitifs) le vestige de ces deux processus. Chez les SÉLACIENS actuels, n'aurait persisté que le processus basal ; chez les Téléostomes que le processus latéral (otique).

*
* *

Conception de Schmalhausen. — Cet auteur (1923) donne une explication dont la précédente est très voisine : entre Hmd (Eph) et le crâne, il y aurait eu primitivement deux pharyngohyaux (infra et supra) comme on en voit à d'autres arcs (fig. 62) ; l'un s'articulait plus basalement et ventralement que l'autre : on retrouverait des traces de l'un et de l'autre chez l'embryon de *Ceratodus* et d'*Acipenser* ; entre les deux passaient les éléments précités ; ces deux pièces se seraient ensuite unies à Hmd puis l'une ou l'autre aurait disparu, donnant ainsi l'image des SÉLACIENS ou celle des Téléostomes.

*
* *

Conceptions d'Allis. — Pour Allis (1928), l'arc hyal fut primitivement construit comme un arc branchial, c'est-à-dire s'articulait lâchement avec le crâne par un Phh dont l'extrémité proximale était en dedans des éléments vasculo-nerveux sus-indiqués. L'arc ne jouait pas alors le rôle de suspension hyomandibulaire. On a vu que les HOLOCÉPHALES Ph et Eph gardent leur indépendance et cette situation primitives. Chez certains SÉLACIENS (RAJIDÉS) le Phh s'hypertrophie ventralement jusqu'à atteindre le palato-carré et s'allonge dorsalement pour venir au contact de la capsule otique, prenant un solide point d'appui sur elle ; ce Phh constitue Hmd des Raies, Eph restant en arrière de lui. Chez les autres SÉLACIENS Phh a disparu et c'est Eph qui s'allonge, s'épaissit et joue le rôle de Hmd. Chez les Osteichthyes les rapports de la tête articulaire de Hmd avec les éléments vasculo-nerveux sont différents ; cela ne résulte pas d'un déplacement de cette tête articulaire, mais de la formation d'une nouvelle apophyse aux dépens de radii branchiaux les plus dorsaux de l'épihyal ; cette apophyse se forme en dehors des éléments vasculo-nerveux.

On voit que suivant cet auteur Hmd est loin d'être homologue à travers tous les Poissons, puisque c'est tantôt un Phh, tantôt un Eph, tantôt le résultat de la soudure des radii antérieurs ou des radii antérieurs et postérieurs de Eph.

*
* *

Conception de Edgeworth. — Edgeworth (1931), au contraire, avance que Hmd est toujours la même pièce (Eph) ; les rapports variables des nerfs, de la veine, sont là arrangements secondaires, sans signification importante. Il est permis de penser peut-être ainsi en ce qui concerne les vaisseaux, mais il n'est guère possible d'accepter ce jugements pour des éléments aussi relativement fixes que sont les nerfs.

*
* *

En résumé : Hmd des Téléostomes n'est que partiellement homologue de Hmd des Chondrichthyes (RAJIDÉS mis à part). Sa partie supérieure s'articule avec le crâne plus latéralement et conséquemment acquiert des rapports nouveaux avec le nerf VII et la vena capitis lateralis ; cette partie supérieure seule, pourrait être considérée comme une néo-formation (Norman, 1926), mais il semble plus juste qu'elle résulte de l'adaptation d'un élément plus primitif et peut être d'un supra-pharyngohyal (Schmalhausen) ; un tel processus formerait le cas d'*Acipenser* (fig. 33 et 63). Chez les HOLOSTÉENS et TÉLÉOSTÉENS, de même d'ailleurs que déjà chez des Téléostomes primitifs (Paléoniscides, Stensio, Goodrich, 1931), il y aurait *en outre* excroissance secondaire de Hmd caudalement (Edgeworth) pour élargir le point d'appui de cette pièce sur le neurocrâne ou pour concilier des modifications de la forme du neurocrâne avec ses rapports avec Hmd et aussi pour augmenter sa massivité, de telle sorte que le nerf VII se trouve complètement enfermé dans cette pièce, semble la perforer.

CONCLUSIONS SUR LES PIÈCES CONSTITUTIVES DE L'ARC HYAL CHEZ LES POISSONS. — Tous les faits précédents apparaissent multiples, complexes, et les explications proposées pour les synthétiser sont extrêmement divergentes et souvent difficiles à suivre d'un auteur à l'autre (parfois chez le même auteur). On a cherché dans l'excessive subdivision ou l'excessive simplification numérique de l'arc hyal, d'espèce à espèce, les traces d'un plan primitif, d'un arc primitivement constitué par quatre pièces (copule mise à part), comme les autres arcs viscéraux ; on a vu qu'on retrouvait ces pièces, qu'on les homologuait d'une façon à peu près certaine aux pièces homonymes des autres arcs ; *mais on ne les voit jamais toutes les quatre ensemble* : chez un HOLOCÉPHALE la moitié dorsale de l'arc hyal est « typique » (Eph et Phh), mais sa moitié ventrale manque d'un Hyh. Chez *Pleuracanthus*, il y a un Hyh mais le Phh n'est que supposé ; chez les REQUINS on ne voit plus que deux pièces, *mais exceptionnellement* (Sewertzoff) *on retrouve des éléments rudimentaires* ; tantôt un Hyh, tantôt un Phh. Chez les Téléostomes, la moitié ventrale de l'arc est typique (Hyh et Ceh), mais il y a excès de pièces du côté dorsal ; un *Ih*, *Sy*, *Hmd* apparaissent comme des subdivisions adaptatives de Eph primitif ou plus exactement du blastème formateur de cet Eph. Les RAJIDÉS et les DIPNEUSTES offrent de très grandes difficultés d'interprétation ; chez *Raja*, il semble y avoir un dédoublement de tout l'arc squelettique, néoformation, dans le blastème de l'arc primitif, d'un nouveau squelette arcual, en arrière de l'ancien dont d'ailleurs la moitié ventrale ne persiste pas (fig. 29). Chez les DIPNEUSTES, le problème est peut-être plus compliqué ; d'une part, on assiste à un doublement de la moitié ventrale du squelette de l'arc hyal, et d'autre part, conjointement avec la fixation complète du palato-carré au crâne, à une disparition totale ou presque totale de la moitié dorsale du squelette de l'arc hyal ; les Dipneustes sont très différents des autres Poissons, parce que chez eux il y a un bouleversement profond de l'appareil branchial, des phénomènes régressifs de cet appareil conséquemment à l'apparition des poumons.

Malgré toutes les difficultés, l'arc hyal apparaît comme dérivant d'une constitution primitive semblable à celle d'un arc viscéral type mais, par adaptation à de nouvelles fonctions, se produisent en lui des remaniements *partiels* profonds et tels que, même dans l'ontogénèse, cette constitution primitive a souvent partiellement dis-

paru ; les pièces de l'arc hyal ne sont plus que partielement homologues aux pièces topographiquement correspondantes de l'arc branchial type ou même aux pièces topographiquement correspondantes de l'arc hyal d'une autre espèce d'Ichthyopsidés.

*
* *

B. — OSSIFICATIONS DANS L'ARC HYAL. — Les pièces constitutives primordiales, cartilagineuses, resteront telles qu'elles viennent d'être décrites chez les Poissons cartilagineux ou Chondrichthyes, mais elles vont se transformer plus ou moins complètement en os chez les Poissons osseux ou Osteichthyes.

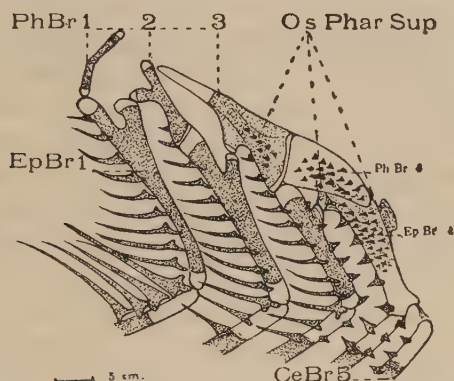


Fig. 34. — Vue latérale interne des arcs Br. chez *OSMERUS EPERLANUS* L adulte (méthode de Spalteholz) ; os en pointillé dents pharyngiennes en noir, cartilages en clair. Grand développement des saillies denticulaires.

L'ossification enchondrale est la plus importante ; l'ossification membraneuse joue un rôle moins grand que dans l'arc mandibulaire.

Les forces mécaniques qui agissent sur l'arc hyal sont moindres que celles qui s'exercent sur l'arc mandibulaire ; l'ossification y est donc en général moins poussée.

Comme pour l'ensemble du squelette, l'ossification croît suivant l'ordre : CHONDROSTÉENS, HOLOSTÉENS, TÉLÉOSTÉENS.

A) Pièces d'origine enchondrale. — Citons d'abord le *basihyal*, dont l'extrémité antérieure glossique reste cartilagineuse (fig. 32).

L'*hypohyal* (1) comprend généralement deux centres (fig. 34).

Le *cératohyal* donne une pièce osseuse : *cératohyal* (*Polypterus*, par exemple, Allis, 1932), ou bien donne très souvent deux pièces osseuses : *dorsale* et *ventrale*, auxquelles on a donné les noms critiqués et critiquables de *cératohyal* et *épihyal* (Salmo, par exemple, Parker et Haswell, fig. 32) ; ce qui a poussé à ces dénominations, c'est que, par rapport aux autres arcs, les deux pièces, unies l'une à l'autre par du cartilage, sont presque au même niveau que les pièces homonymes des arcs Br (fig. 32). En considérant cette figure, on voit que l'arc hyal s'est scindé en deux parties, d'évolution et d'adaptation toutes différentes, et on a l'impression que la partie ventrale (Hyh - Ceh - Ih) a tendance à se comporter comme un arc Br complet : les 4 pièces osseuses (y compris l'interhyal) sont au même niveau, ont la même orientation que les 4 pièces d'un arc Br et sont homodynames de ces dernières : l'interhyal ressemble à un Phbr ; n'est-il pas d'ailleurs suspenseur au même titre qu'un Phbr ? Le Ceh cartilagineux est un peu plié sur lui-même comme Epbr et Cebr le sont entre eux et ses deux os rappellent l'image de ces derniers ; mais malgré ces apparences, on a vu qu'ontogénétiquement le véritable Eph ne pouvait être que Hmd ou correspondait à l'ensemble de Hmd, Sy, Ih ; on a vu enfin que Ceh (cartilagineux) était une unité primordialement ; nous ne reviendrons pas sur les considérations générales déjà exposées (p. 29) ; l'ossification de la pièce cartilagineuse Ceh est un exemple des transformations profondes que peut subir le squelette dans son évolution phylogénétique et ontogénétique, une image des grosses différences que peut présenter le squelette osseux par rapport au squelette cartilagineux qui le précède.

L'*interhyal* s'ossifie toujours par un centre (TÉLÉOSTÉENS) (Parker, Schleip, Gaupp, 1904) (fig. 34), mais persiste souvent cartilagineux (GANOÏDES, sauf *Polypterus*).

Hmd et Sy ou HmdSy donnent typiquement deux os : l'*hyomandibulaire* proprement dit et le *symplectique* ; ce dernier est en rapport étroit avec l'os carré (fig. 34). Chez les HOLOSTÉENS et TÉLÉOSTÉENS, les deux os (Hmd et Sy) sont unis par du cartilage et le tout forme l'*hyosymplecticum*.

(1) Ainsi : Hyh d'un Téléostéen, Ceh de *Polypterus*, Eph et Phh d'un Holocéphale, par exemple.

Chez *Polypterus* seul (Allis, 1922) l'hyomandibulum a en outre un centre osseux supérieur qui forme presque toute sa tête articulaire (processus otique) ; l'origine de cet *Hmd accessoire* est discutée, mais semble membraneuse (Edgeworth, 1926).

b) *Pièces d'origine dermique*. — Dans la moitié dorsale de l'arc hyal, superficiellement aux os précédents, les masquant plus (*Polypterus*) ou moins (*Gadus*) et les débordant soit en avant, soit surtout en arrière, on trouve deux séries d'os :

1° le (ou les) préoperculaire ;

2° les operculaires.

1° Le *préoperculaire* doit être rattaché à la région hyale puisqu'il est typiquement placé en arrière du spiraculum et quoiqu'il recouvre aussi bien le palato-carré que l'hyomandibulum auxquels des ligaments l'unissent lâchement. Il déborde donc l'arc hyal en avant. Il est souvent fondu avec un ou plusieurs pièces dermiques craniennes (os squamosum ou même os sous-orbitaires) (*Polypterus*, *Palaeoniscus*). En raison de tous ces rapports nous avons déjà parlé de lui à propos de l'arc mandibulaire, mais génétiquement il faut le considérer comme une pièce essentiellement hyale ; il contient d'ailleurs le canal de la ligne latérale (canal hyomandibulaire) desservi par le nerf VII (branche hyomandibulaire).

2° En arrière du préoperculaire, existe, superficiellement à Hmd, mais le débordant largement en arrière, typiquement trois os : operculaire, suboperculaire, interoperculaire, qui constituent le squelette de la partie dorsale, partie la plus étendue et la plus active, de la membrane operculaire.

L'*operculaire* est constant et le plus important des trois. On admet depuis Huxley (1876) qu'il s'est développé superficiellement aux rayons branchiaux de Hmd, lesquels se voient parfois encore au cours du développement et même chez l'adulte (*Polypterus*, DIPNEUSTES) (Van Wijhe, 1882, Allis, 1922), ou s'ossifient lentement en se confondant avec l'ossification principale dermique. Hmd porte typiquement sur son bord postérieur un gros processus operculaire articulé (surfaces articulaires cartilagineuses) avec l'operculaire.

Cet os est donc souvent d'origine mixte (fig. 34).

Ventralement à l'operculaire, ayant même origine, même rôle, sont successivement : le *suboperculaire* et l'*interoperculaire* (HoloSTÉENS, TÉLÉOSTÉENS, en général) (fig. 34). L'un d'eux peut manquer (*Polypterus*).

L'interoperculaire est typiquement uni ligamenteusement avec la mandibule. (Huxley, 1876).

Dans la moitié ventrale de l'arc hyal (région sous mandibulaire), constituant le squelette, ici plus flaccide, de la membrane operculaire, on voit une série de pièces osseuses, de nombre très variable : ce sont des plaques osseuses auxquelles on donne les noms de *gulaires latéraux*, *gulaires ventraux* et (*Amia*) *gulaire médian* (Goodrich, 1931) suivant leur position. Parfois, toutes sont remplacées par une seule (*Polypterus*, Allis, 1922). Très souvent (HoloSTÉENS et beaucoup de TÉLÉOSTÉENS) les gulaires sont disposés en rayons larges et aplatis, orientés comme des radii et appelés *rayons branchiostèges*, cette disposition semble plus primitive (*Palaeoniscus*, par exemple).

Operculaires, gulaires, rayons, constituent donc le squelette de la membrane operculaire, c'est-à-dire le squelette de la paroi externe de la chambre branchiale, car cet énorme prolongement caudal cutané-ostéo-muqueux (opercule) de l'arc hyal s'étend en arrière, de façon à protéger tous les arcs Br, jusqu'à la ceinture pectorale.

Cet ensemble de plaques osseuses forme typiquement une large virgule osseuse incurvée autour de la mandibule.

Il est des cas où cet ensemble, que l'on observe dès les Téléostomes primitifs (*Palaeoniscus*, par exemple, Traquair, Woodward, Watson, Stensio, Goodrich, 1931) est réduit : chez *Acipenser*, par exemple, dont la bouche suceuse est atrophiée et édentée, mais surtout chez les DIPNEUSTES, dont l'appareil branchial est très régressé.

Aux os sous-cutanés précédents des Téléostomes, il faut ajouter un os sous-muqueux : on a vu plus haut que l'os basihyal présentait un prolongement antérieur cartilagineux (processus lingual); ce dernier est souvent recouvert d'un os sous-muqueux, armé de dents, qu'on peut appeler *dermoglosse* (fig. 32).

Enfin, ventralement à la région copulaire, en rapport intime avec les tendons des muscles sterno-hyoïdiens, on trouve presque constamment un os impair et médian chez les Téléostéens, en partie dédoublé chez les SILURIDÉS (pair chez *Polypterus*) ; il s'avance sous les extrémités distales des Hyh, peut se souder à eux (*Trigla milvus*, Risso, fig. 35), et s'étend assez loin en arrière ; on l'a appelé *urohyal* (Wetter, 1878) ; terme qui ne nous paraît pas heureux parce qu'on l'a appliqué aussi au copulostyle des Amphibiens ; on l'a aussi nommé *plaque jugulaire*. Cet os nous semble sans rapport primaire aucun avec l'arc hyal (ni avec les copules).

*
* *

C. — RAPPORTS ET ROLES DE L'ARC HYAL. — Si l'arc hyal montre chez les Poissons tant de diversité, c'est que son rôle est très variable. Nous allons en donner une vue schématique :

L'arc hyal a d'abord été un arc comme les autres et il peut encore se présenter ainsi (HOLOCÉPHALES) ; mais dans la plupart des cas, il va perdre progressivement ses fonctions branchiales pour satisfaire à de nouvelles fonctions. Il a une situation particulière : il succède à l'arc mandibulaire spécialisé et il précède les arcs branchiaux (Br) peu évolués. Il va subir l'influence de ce qui l'entoure. Mais il ne sera pas qu'un terme de passage et jouera un rôle actif et vis-à-vis de l'un et vis-à-vis des autres.

Vis-à-vis des mâchoires : il pourra devenir leur suspensorium au neurocrâne, leur servir de point d'appui et enrichir leurs facultés de mouvements ; plus un segment fonctionnel osseux est morphologiquement multiple, plus il est souple ; dans un cas le palato-carré peut être soudé au bloc neurocranien : les mandibules qui s'y articulent auront des mouvements puissants mais lourds ; dans un autre cas, le palato-carré, c'est-à-dire la mâchoire supérieure peut être elle-même lâchement unie au crâne et n'y avoir une attache solide que par l'intermédiaire d'un arc voisin (hyal) : la mandibule y gagnera de la rapidité et de la diversité de mouvements.

Vis-à-vis des arcs branchiaux : il pourra, en s'étendant caudalement les protéger, protéger leurs branchies, et jouer un rôle actif dans la circulation de l'eau propre à la respiration.

1° *L'arc hyal d'un Téléostéen.* — A l'apogée de ses fonctions est l'arc hyal des TÉLÉOSTÉENS : sa division morphologique en moitiés dorsale et ventrale est aussi physiologique.

La moitié dorsale est hyomandibulaire ou mieux hyomandibulo-symplectique ; décalée en avant du reste de l'arc hyal, intermédiaire entre le neurocrâne et les mâchoires, elle constitue le *suspensorium de celles-ci*. L'os Hmd a surtout des rapports crâniens (large articulation avec la capsule otique). A Hmd et surtout à Sy se fixent solidement les os nés dans le cartilage palato-carré (os métaptérygoïde, os carré). D'autre part, l'os carré s'articule avec la mandibule.

Cette moitié dorsale sert aussi de *suspensorium* à la moitié ventrale de l'arc par l'intermédiaire d'une pièce plus ou moins longue et étroite, l'interhyal (Ih). Génétiquement, nous avons incliné à considérer Ih comme une subdivision de la moitié dorsale, mais fonctionnellement nous devons la rattacher plutôt à la ventrale.

La moitié ventrale comprend donc Ih très mobile à ses deux extrémités et un ensemble rigide, ostéocartilagineux, l'hyoïdeum (Hyh et Ceh avec leurs doubles pièces osseuses) ; Ih engainé dans un fort ligament, s'articule d'une part avec le point de jonction Hmd-Sy, d'autre part avec l'extrémité dorsale du Ceh. L'hyoïdeum est une pièce rigide, beaucoup plus épaisse que la partie équivalente des arcs Br, très mobile dorsalement grâce à l'interhyal, mobile aussi sur l'extrémité de la masse copulaire. Sa massivité tient à son rôle d'*entraîneur de l'appareil copulaire*. Il ne faut pas oublier sorte de langue muco-squelettique, souvent hérissée de dents inclinées en arrière, propres à retenir la proie vivante, à l'empêcher de sortir de la gueule de l'animal. L'hyoïdeum imprime à la copule des mouvements divers (abaissement, élévation, d'avant, d'arrière, principalement) et joue un rôle indirect important dans la déglutition.

Enfin, l'arc hyal par son bord tout entier, donne appui à de nombreuses pièces osseuses développées dans la membrane operculaire ; cet ensemble qui prolonge l'arc hyal jusqu'à la ceinture pectorale, constitue l'*operculum* ; étendu en dehors de tous les arcs Br, enfermant entre lui et ces arcs squelettiques, leurs branchies, il délimite la chambre branchiale ou péribranchiale. On a vu, en

étudiant les pièces osseuses (p. 91), que les plus étendues étaient dorsales (operculaire, sousoperculaire, interoperculaire) ; autrement dit, l'opercule est une plaque très rigide dans sa partie dorso-caudale et plus flasque (rayons branchiostèges, gulaires, plus ou moins lâchement séparés) dans sa partie cranio-ventrale ou sous-mandibulaire. C'est Hmd qui va jouer le rôle le plus actif dans le soutien operculaire ; il est pour cela muni d'un solide processus operculaire dont l'extrémité condylienne s'articule avec une cavité glénoïde située sur l'operculaire (fig. 34) (1).

L'operculum ne joue pas qu'un rôle protecteur des arcs Br et de leurs branchies. En pivotant autour du processus operculaire, il s'écartent ou se rapproche, dilatant ou contractant la chambre branchiale, créant une circulation d'eau il est le moteur respiratoire principal ainsi que l'ont expliqué les travaux anciens de P. Bert (1870), Gegenbaur (1872), Couvreur (1897), Wiedersheim (1907), Baglioni (1907-10) et précisé plus exactement par Woskobojsnikoff (1932).

En résumé : suspenseur de la mâchoire supérieure, suspenseur de l'appareil copulaire ou copulo-lingual, moteur respiratoire, protecteur des branchies, tels sont les rôles de l'arc hyal au sumum de son évolution chez les TÉLÉOSTÉENS.

A côté de cette disposition, il y en a d'autres très différentes.

2° RAPPORTS DIVERS DE L'ARC HYAL AVEC LES MÂCHOIRES. — Hyostylie, amphistylie, autostylie sont trois termes créés par Huxley (1876) pour caractériser trois modes principaux de suspension des mâchoires chez les Vertébrés.

Dans l'*hyostylie*, le cartilage palato-carré n'a pas d'union directe avec le chondrocrâne (mais chez les *Osteichthyes* les os qui s'y développent, ceux qui le recouvrent, se relient par d'autres os avec les os craniens) ; le cartilage Pq s'appuie entièrement sur Hmd ou Hmd-Sy. Ce type de suspension caractérise la majorité des SÉLACIENS (*Scyllium*, *Squatina*, par exemple, fig. 12) ; et tous les Téléostomes (*Acipenser* et *Osmerus*, par exemple, fig. 22 et 34). C'est l'*hyostylie* qui a été décrite précédemment.

(1) Contrairement à l'avis des auteurs, Norman, 1926, assigne à ce processus une origine étrangère à Hmd.

Dans l'*amphistylie*, forme plus primitive, le cartilage palato-carré et, en arrière et en dedans de lui, Hmd s'appuient sur la région postorbitaire, c'est-à-dire otique, du chondrocrâne ; l'un et l'autre ont un processus oticus articulé solidement avec cette région et forment deux intermédiaires (l'un direct : Pq, l'autre indirect : Hmd) entre les mâchoires et le squelette périencéphalique. Ainsi sont construits les *Chondrichthyes* primitifs (*Hétérodontes* fossiles, *Pleuracanthodes*, *Acanthodes*, *Notidanides*, Goodrich, 1931). Dans l'*amphistylie* Hmd est relativement moins développé et moins décalé en avant que dans l'*hyostylie*.

Dans l'*autostylie* il y a fusion du cartilage Pq avec le chondrocrâne ; l'arc hyal garde ou reprend sa liberté et ne joue aucun rôle suspensoriel vis-à-vis des mâchoires ; ce mode s'observe chez les HOLOCÉPHALES, les DIPNEUSTES et tous les TÉTRAPODES. L'*autostylie* des HOLOCÉPHALES est différente ; Gregory (1904) l'a appelé *holostylie* ; l'arc hyal y présente tous les caractères et l'aspect d'un arc Br typique (sauf absence de Hyh) ; ce sont les seuls Poissons où il y a un Phh absolument indiscutable. Chez les DIPNEUSTES l'*autostylie* s'accompagne de la perte ou de l'atrophie extrême de la moitié dorsale de cet arc. Il en sera de même chez les TÉTRAPODES.

3° RAPPORTS DIVERS DE L'ARC HYAL AVEC LES ARCS Br. — Ils sont de deux sortes : Chez les *Chondrichthyes*, les fentes branchiales s'ouvrent directement, séparément, à l'extérieur. Il n'y a pas d'*operculum hyal*, pas de chambre branchiale commune ; l'arc hyal porte une *hémibranchie caudale*. Chaque arc a un septum qui est fonctionnellement et morphologiquement un petit opercule pour la fente suivante.

Chez les *Osteichthyes*, l'arc hyal le plus souvent perd son *hémibranchie caudale* ; son bord caudal s'allonge en un vaste *operculum*, qui va recouvrir toutes les branchies, leur former une paroi externe protectrice et fonctionnelle, membraneuse et squelettique, telle qu'elle a été décrite plus haut. A noter que, chez les DIPNEUSTES, où les fonctions respiratoires et les arcs Br regressent, l'opercule et ses os s'atrophient parallèlement.

Le développement de l'opercule nécessite la perte de l'hémibranchie *craniale* hyale, les radii branchiaux craniaux doivent donc disparaître ou s'adapter ; on en retrouve souvent des traces carti-

lagineuses, mais ils sont surtout remplacés (Huxley, 1876) par de longues baguettes osseuses d'origine dermique : les rayons branchiostèges, ou bien par des plaques gulaires et operculaires plus larges. Jaekel (1925), chez *Pleuracanthus*, voit radii et branchiostèges coexister. Il a signalé également des branchiostèges dans le septum des arcs Br de certains SÉLACIENS primitifs. En ajoutant ces détails, nous voulons dire que l'operculum des Poissons osseux ne semble pas être apparu brusquement, mais que nous en trouvons des images ébauchées chez les Chondrichthyes (HOLOCÉPHALES); *l'opercule de l'arc hyal des Téléostomes n'est donc qu'une adaptation par exagération d'une disposition commune aux autres arcs des Chondrichthyes.*

4° RAPPORTS DIVERS DE L'ARC HYAL AVEC L'APPAREIL COPULO-LINGUAL. — D'une espèce à l'autre des Poissons osseux ou cartilagineux, ils sont peu différents de ce que nous avons décrit en tête de ce paragraphe.

Notons que chez les DIPNEUSTES (fig. 43), où les arcs Br sont si réduits, indivis, courts, étroits, sans copule, l'hyoïdeum est cependant très fort ; sa massivité s'explique par le fait qu'il est presque seul à supporter le plancher buccal ; c'est cette fonction qui seule va persister et se développer chez les Tétrapodes.

*
**

LES ARCS Br

On a vu dans quelles limites les arcs Br variaient numériquement chez les Poissons (p. 40) ; il reste à examiner les modalités de leur composition arcuale, mais déjà, en étudiant cette dernière dans son état le plus typique, les principales modifications qu'elle pouvait subir d'une espèce à l'autre ont été indiquées :

Ce sont les premiers arcs Br qui sont les plus caractéristiques et les plus fixes ; ce sont les derniers qui, par réduction, sont le plus souvent atypiques (cette réduction se marque, soit par la fusion d'une pièce avec la pièce adjacente du même arc ou avec la

pièce homonyme de l'arc précédent, soit par sa disparition). Ce sont les pièces extrêmes (Phbr et surtout Hybr) qui disparaissent les premières. C'est Cebr qui est le segment le plus résistant à toute adaptation.

Ces faits sont les plus saillants ; il nous reste à les répartir non pas en passant en revue toutes les espèces, mais en choisissant quelques exemples et en ajoutant de nouveaux détails.

A. — MODALITES CHEZ LES CHONDRICHTHYES. — *Heptanchus* (fig. 14) est le plus typique de tous les Poissons ; ses 7 arcs sont composés et disposés régulièrement, sauf le dernier auquel manque Hybr et dont Phbr est atrophié et homocontinu avec Phbr 6. Rappelons que ce dernier arc est abrancheial (p. 44) (comme il le sera aussi chez les Osteichthyes) et qu'il sert, par ses relations musculaires, d'intermédiaire entre le tronc (ceinture scapulaire) et l'appareil branchial. C'est à cause de ces connexions musculaires que cet arc, quoique composé de moins de pièces, est souvent très épais (RAJIDÉS surtout, fig. 29).

Arcs	PIÈCES			
	<i>Heptanchus</i>		<i>Mustelus laevis</i>	
Prbr 1	Ceh	Hmd	Ceh	Hmd
Br 1	Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1		Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1	
Br 2	Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2		Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2	
Br 3	Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3		Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3	
Br 4	Hybr 4 - Cebr 4 - Epbr 4 - Phbr 4		Hybr 4 - Cebr 4 - Epbr 4 - Phbr 4+	
Br 5	Hybr 5 - Cebr 5 - Epbr 5 - Phbr 5		Cebr 5 - Epbr 5 - Phbr 5	
Br 6	Hybr 6 - Cebr 6 - Epbr 6 - Phbr 6+			
Br 7	Cebr 7 - Epbr 7 - Phbr 7			

Ces caractères du *dernier* arc sont les plus fréquents ; plus rare est la persistante indépendance du dernier Phbr (*Acanthodes*, par exemple) ou sa disparition (*Chlamydoselachus*, Garman, 1885), ou la persistance du dernier Hybr (chez *Callorhynchus*, par exemple, mais fusionné avec Hybr de l'arc 4 précédent). Dans certains

cas, la disparition de Hybr des arcs caudaux semble s'être faite par incorporation à la plaque cardio-branchiale ; ainsi, chez *Chlamydoselachus*, les processus latéraux de la copule caudale peuvent être interprétés comme représentant Hybr 4, 5, 6 (fig. 36).

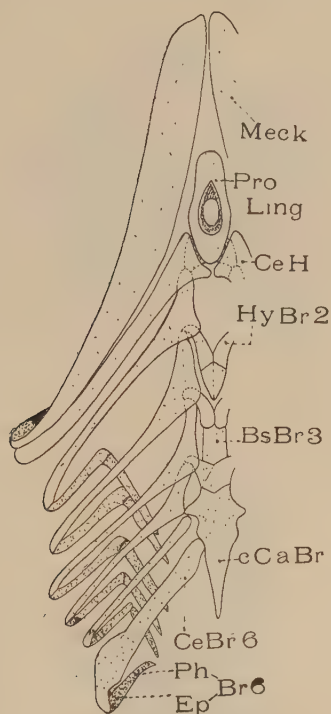


Fig. 36. — Squelette viscéral de *CHLAMYDOSELACHUS ANGUINEUS*,
vue ventrale (Garman).

Hybr 1 est en général petit, dirigé en avant, rapproché ou même superposé (ventralement) à l'arc hyal et articulé avec Bah. Les autres Hybr sont au contraire inclinés en arrière et en dedans de façon que leurs extrémités ventrales s'articulent chacune, loin en arrière du niveau de leur arc, avec la copule qui leur correspond génétiquement, ou, si celle-ci manque, avec l'hypohyal opposé (fig. 37 et 38), ou se fusionne avec celui-ci, ou bien converge sur une copule commune : la plaque cardio-branchiale. Chez les *RAJIDÉS*, la région médio-ventrale est large mais courte, les arcs antérieurs sont plus écartés de la ligne médiane que les postérieurs, ils sont aussi plus réduits par disparition de leur Hybr (fig. 39).

Les Phbr sont en général de petites pièces simples, effilées, liées ligamenteusement avec la base postérieure du crâne ou la colonne vertébrale. Par exception ils sont extrêmement développés chez *Callorhynchus* (fig. 27).

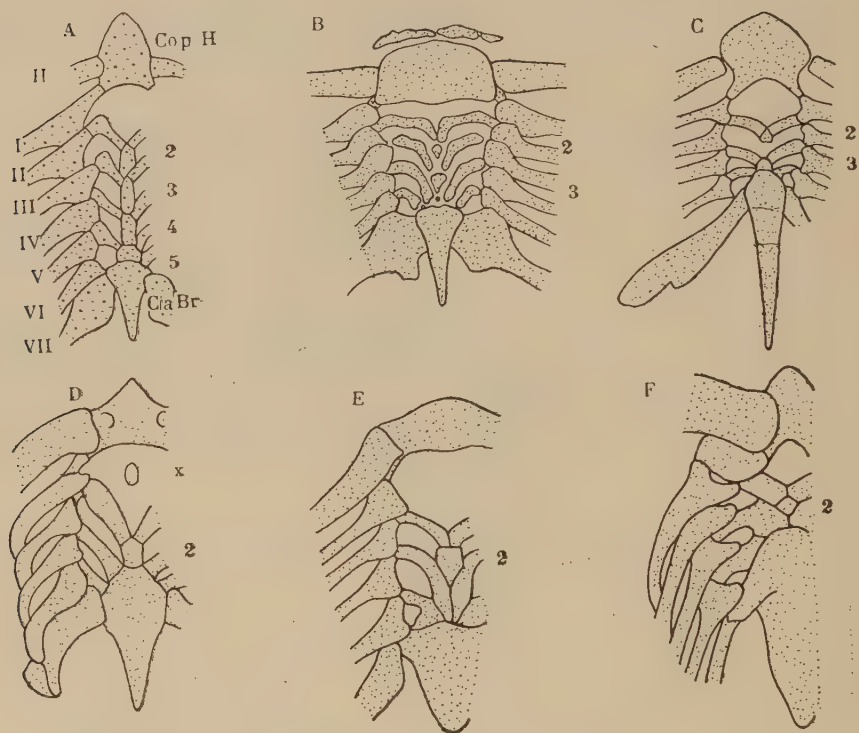


Fig. 37. — Région copulaire chez des CHONDRICHTHYES (Voir fig. 38)

(A, C, D, G, L, d'après Gegenbaur ; B, White ; H, Hosford ; E, F, I, K, J, d'après nature). — (Les chiffres indiquent le numéro des Babr.)

Absence de Babr I chez tous (sauf chez *Cestracion*).

Disposition primitive régulière des Babr. chez *Heptanchus*. Pas de Babr. chez *Galleus*, *Scyllium*, *Spinax* ; tous les arcs, sauf *Prbr* I, convergent alors sur la plaque cardiobranchiale.

A. : *Heptanchus*. B. : *Hexanchus*. C. : *Pionodon glaucus*. D. : *Cestracion*. E. : *Mustelus vulgaris* Mul. F. : *Squatina angelus* Risso. G. : *Scymnus*. H. *Acanthias vulgaris*, Risso. I. : *Galleus canis*, Rondel. J. : *Scyllium catulus* L. K. : *Scyllium canicula* Cuv. L. : *Spinax niger*.

Les *Epbr* sont des pièces toujours plus étendues que les précédentes mais moins que les *Cebr*, qui sont les éléments majeurs de tous les arcs chez tous les Poissons.

B. — MODALITES CHEZ LES *OSTEICHTHYES* (TELEOSTOMES). — a) Les arcs présentent 4 pièces, sauf le ou les deux derniers arcs qui ici, plus encore que chez les *Chondrichthyes*, sont incomplets. Il y a alors parfois perte de *Hybr* pour l'avant-dernier et presque toujours *perte de Hybr, Epbr, Phbr* pour le dernier.

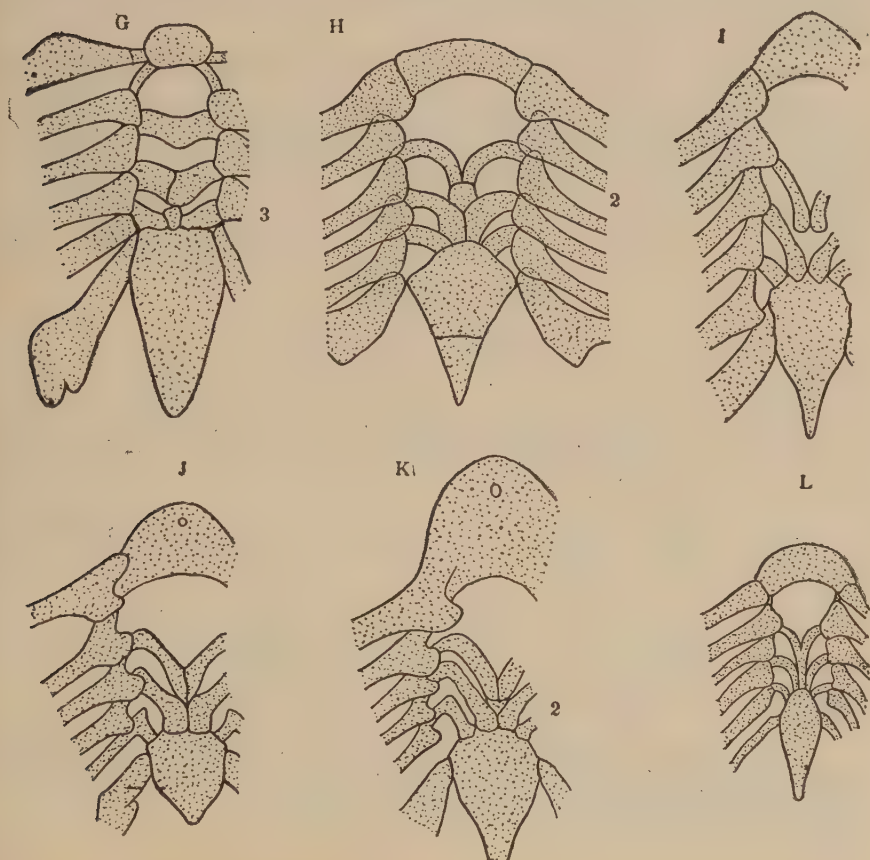


Fig. 38. — Région copulaire chez les *CHONDRICTHYES* (suite fig. 37).

b) Par contre, il se surajoute souvent une cinquième pièce par bifurcation de l'extrémité dorsale des premiers arcs (Br 1, 2, 3, 4 chez *Amia*, Van White, 1882 ; Br 1, 2, chez *Acipenser*, id. ; Br 1, chez *Lepidosteus*, id.) ainsi qu'il a été déjà dit (p. 46).

Sur les deux branches de cette bifurcation normalement limitée chez les *CHONDROSTÉENS* à l'épibranchial, s'articulent un *infrapha-*

ryngobranchial (Iphbr) ou Phbr ordinaire et un *suprapharyngo-branchial* (Sphbr), pièce surajoutée.

Chez les TÉLÉOSTÉENS (*Osmerus eperlanus* L, par exemple) nous observons les dispositions suivantes (fig. 34) : Ebr 1, 2, 3 sont bifurqués et s'articulent avec leur Phbr correspondant et avec le Phbr de l'arc suivant.

Phbr 1 est simple, en bâtonnet, articulé avec la face ventrale de la bulle auditive. *Tous les Phbr (tous les arcs) suivants sont respectivement appuyés sur l'arc qui les précèdent.* Phbr 2 est bifurqué (mais non composé de deux pièces). Phbr 3 et 4 sont épaissis, élargis, très solidement unis pour supporter les plaques osseuses pharyngiennes supérieures, bifurqués c'est-à-dire munis d'un processus pour s'articuler avec Ebr précédent (2 ou 3).

Le dernier arc n'est représenté que par Cebr 5, lequel est relié ligamenteusement à un petit processus de Phbr 4.

Phbr 1 est généralement simple chez les TÉLÉOSTÉENS, par exception il est décrit comme double chez *Scomber scomber* (Allis, cité par Gaupp, 1905).

Phbr 5 est toujours absent, sauf de très spéciales exceptions (*Alosa*, E. Perrier, 1913).

c) Les Ebr sont des pièces en général bien développées (sauf cependant chez *Polypterus* où elles sont réduites (Allis, 1922) ou représentées uniquement par Ebr 1 (Van Wijhe, 1882).

Ebr 5 est toujours absent, sauf de rares exceptions (*Clupea*, *Alosa*, *Alocéphalus*, *Citharinus Scomber scomber*, d'après Gegenbaur, Sagemehl, Allis, cités par Gaupp, 1905).

d) Comme chez les Chondrichthyes les Cebr sont constants dans tous les arcs. *Br 5 est le plus souvent réduit à Cebr 5 et est abranchial.*

e) Hybr est fréquemment bifurqué (CHONDROSTÉENS, HOLOSTÉENS, TÉLÉOSTÉENS) mais cette disposition n'existe que pour Hybr 3 et 4 ; une des extrémités ventrales de Hybr s'articule alors avec la copule, l'autre est libre, ventro-copulaire et s'avance presque au contact de sa congénère ; ceci donne plus de rigidité à Hybr ;

dans la bifurcation passe l'artère arcuale afférente (de même que dans la bifurcation de Epbr passe l'arcuale efférente) et ventralement à cette région copulaire est le cœur. Nous considérons donc cette bifurcation comme une adaptation locale.

Hybr 3 et 4 sont souvent fusionnés ou Hybr 4 souvent absent (*Trigla*).

Hybr 5 est toujours absent.

f) Sans tenir compte du dédoublement de Phbr qui est parfois différemment interprété par les auteurs, voici quelques formules de composition arcuale :

Crossoptérygiens

Arcs	PIÈCES							
	<i>Polypterus</i> (Van Wijhe)				<i>Polypterus</i> (Allis)			
Prbr 1	Hyh	- Ceh	- Ih	- Hmd	Hyh	- Ceh	- Ih	- Hmd
Br 1	Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1				Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1			
Br 2	Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2				Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2			
Br 3	Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3				Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3			
Br 4	- Cebr 4 - Epbr 4 - Phbr 4				- Cebr 4			

Chondrostéens

Arcs	PIÈCES							
	<i>Polyodon</i> (Van Wijhe)				<i>Acipenser</i> (Van Wijhe)			
Prbr 1	Hyh - Ceh - Ih - Sy - Hmd				Hyh - Ceh - Ih - Sy - Hmd			
Br 1	Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1				Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1			
Br 2	Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2				Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2			
Br 3	Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3				Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3			
Br 4	- Cebr 4 - Epbr 4 -				- Cebr 4 - Epbr 4 -			
Br 5	- Cebr 5 -				- Cebr 5 -			

Holostéens

PIÈCES

Arcs	<i>Lepidosteus</i> (Van Wijhe)	<i>Amia</i> (~~Van Wijhe~~) (Allis)
Prbr 1	Hyh - Ceh - Ih - Sy + Hmd	Hyh - Ceh - Ih - Sy + Hmd
Br 1	Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1	Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1
Br 2	Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2	Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2
Br 3	Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3	Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3
Br 4	Hybr 4 - Cebr 4 - Epbr 4 - Phbr 4	Hybr 4 - Cebr 4 - Epbr 4 - Phbr 4
Br 5	- Cebr 5 -	- Cebr 5 - Epbr 5 (1)

Téléostéens

PIÈCES

Arcs	<i>Salmo</i> (Parker et Haswell)	<i>Osmerus Eperlanus</i>
Prbr 1	Hyh - Ceh - Ih - Sy + Hmd	Hyh - Ceh - Ih - Sy + Hmd
Br 1	Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1	Hybr 1 - Cebr 1 - Epbr 1 - Phbr 1
Br 2	Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2	Hybr 2 - Cebr 2 - Epbr 2 - Phbr 2
Br 3	Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3	Hybr 3 - Cebr 3 - Epbr 3 - Phbr 3
Br 4	Hybr 4 - Cebr 4 - Epbr 4 - Phbr 4	Hybr 4 - Cebr 4 - Epbr 4 - Phbr 4
Br 5	- Cebr 5 -	- Cebr 5 - -

Certaines spécialisations des arcs, chez les *Labyrinthibranchs* par exemple, entraînent des modifications arcuales qui sont en dehors de notre sujet.

*
* *

C. — TRANSFORMATIONS OSSEUSES. — a) Nous avons peu à ajouter à ce que nous avons déjà dit (p. 89) ; le fait principal est que ces processus sont de plus en plus actifs suivant l'ordre : CHONDROSTÉENS, HOLOSTÉENS, TÉLÉOSTÉENS.

(1) Epbr d'*Amia Calva* est très rudimentaire (f. 23) et n'est pas signalé par Van Wijhe).

Chez les CHONDROSTÉENS les pièces arcuales sont plus cartilagineuses qu'osseuses ; par exemple chez *Acipenser*, Cebr 1 à 5, Epbr 1 et 2 ont chacun une petite virole osseuse ; tout le reste persiste cartilagineux (Van Wijhe, 1882) ; il en est à peu près de même chez *Polyodon* (Bridge, 1879 ; Van Wijhe, 1882).

Chez les HOLOSTÉENS l'ossification est comparable à celle des TÉLÉOSTÉENS ; chez *Amia*, par exemple, toutes les pièces sont osseuses avec, comme chez les TÉLÉOSTÉENS, leurs extrémités cartilagineuses.

Chez les TÉLÉOSTÉENS les os Phbr 3 et 4 (autopharyngiens) prennent un grand développement en raison de leur rôle de support dentaire et peuvent même s'articuler avec le basi-occipital (*Labrus*, E. Perrier, 1903).

b) Une disposition propre aux HOLOSTÉENS et surtout aux TÉLÉOSTÉENS est, en rapport avec la solide union dorsale des arcs Br 3 et 4 et avec l'élargissement de leur Phbr 3 et 4 et même Epbr 4, la formation de plaques osseuses dentées, d'origine dermique, constituant dans leur ensemble l'*os dentaire pharyngien supérieur* (dermo-pharyngien) (fig. 35).

Opposée à cette plaque dentaire (parfois composite), dorsalement située dans la cavité pharyngienne, non loin de l'entrée de l'œsophage, est une formation analogue : *os dentaire pharyngien inférieur* placée sur le Cebr 5 et plus conséquente encore que la précédente (fig. 35).

Ces deux formations dentaires se complètent fonctionnellement et constituent un *appareil masticateur pharyngien* accessoire. L'arc Br 5, c'est-à-dire Cbr 5, est uniquement masticateur puisqu'il ne porte plus de lamelles branchiales. Voici donc une nouvelle adaptation des arcs branchiaux ; elle nous permet de concevoir comment les arcs mandibulaires sont devenus appareil masticateur. Ajoutons que presque toutes les régions de la cavité bucco-pharyngienne peuvent acquérir des formations dentaires.

c) Les os dentaires ne sont pas les seules formations osseuses d'origine dermique ; il y a aussi, implantés régulièrement sur tous les arcs sauf le bord caudal du dernier, des *saillies denticulaires* ou de longues baguettes ou *cils osseux* (« gill-rakers » des auteurs anglais) qui ont déjà des analogues cartilagineux chez les Chondrichthyes et chez les GANOÏDES CARTILAGINEUX ; elles montrent une très grande richesse de formes (fig. 24).

LES COPULES

Typiquement existe une copule ou basi (Ba) entre deux arcs successifs (p. 53). Il a été admis que primitivement les ancêtres (fig. 9) des Poissons actuels avaient autant de copules que de paires d'arcs (Gegenbaur, 1874 ; Sewertzoff, 1931) ; *Heptanchus* nous en offre la démonstration presque parfaite (fig. A, 37) mais, à côté de cet exemple exceptionnel, il existe bien des modalités, même parmi les SÉLACIENS les plus primitifs :

A. — ROLES DES COPULES CHEZ LES POISSONS. —

Ces modalités sont liées à des besoins fonctionnels :

a) Les copules servent à compléter médio-ventralement le squelette latéral pharyngien (arcs) c'est-à-dire servent de *coaptation interarcuale transversale*, et surtout *sagittale*. Mais leur disposition interbranchiomérique n'est pas toujours très nette ; elle l'est pour Babr 2, 3, 4, 5 d'*Heptanchus* par exemple (fig. A 37) mais il n'en est jamais ainsi pour Bah, comme pour n'importe quelle copule dans certains cas et même pour la plaque cardio-branchiale à moins qu'on ne veuille voir en celle-ci le résultat d'une fusion de copules. Chez les Osteichthyes les copules sont toujours plus ou moins fusionnées entre elles mais elles forment une bande étroite dont le rôle de coaptation interbranchiomérique est peut-être plus net que chez les SÉLACIENS (*Heptanchus* excepté).

b) Elles constituent avec la partie adjacente des arcs (hypo-hyaux surtout) le *plancher bucco-pharyngien* ; elles forment le plus souvent une saillie intrabuccale, une sorte de *langue muco-squelettique*, non musculaire, fréquemment très dentée surtout dans la région orale, proéminente aux arcs hyaux (cartilage lingual) ; elles jouent ainsi un rôle accessoire dans la préhension et important dans la déglutition. Nous avons dit (p. 94) que l'arc hyal, le plus antérieur et le plus puissant des arcs copulaires, était le grand suspenseur de l'appareil copulaire.

c) Elles ont aussi des fonctions extrabranchiales, qui influent sur leur morphologie, puisqu'elles donnent *insertion* à de *puissants muscles* venus du tronc, coraco-branchiaux en particulier (fig. 29).

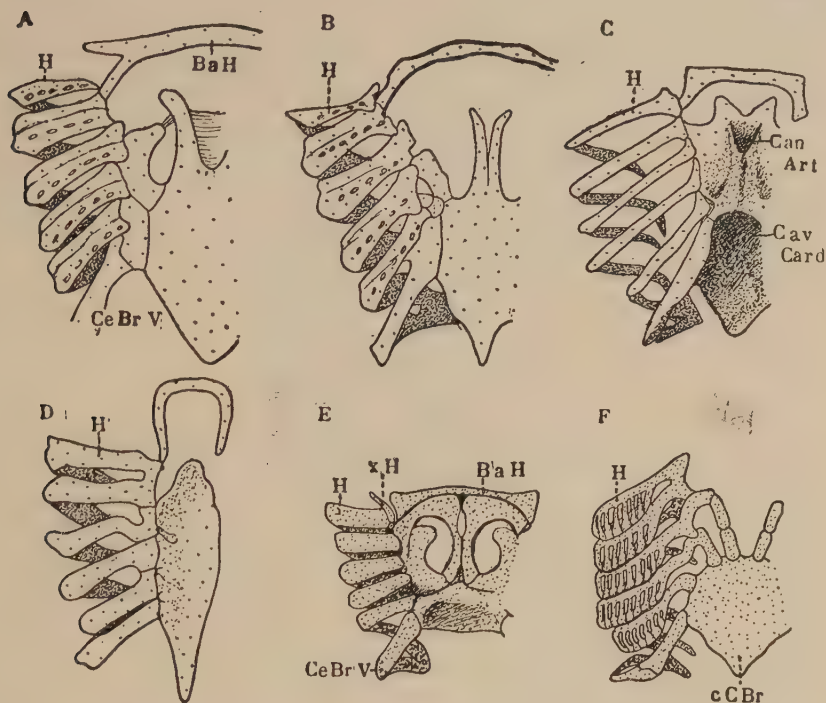


Fig 39. — Appareil hyobranchial, vue ventrale chez des RAJIFORMES. C.D.E.F. d'après Gegenbaur. — A et B ad naturam, atypie de la région copulaire, fusion plus ou moins complète des Hybr. et des Babr. en une seule plaque cardibranchiale.

A. *RAJA CIRCULARIS* Couch. Bah présente un processus inexpliqué.

B. *RAJA OXYRHYNCUS*.

C. *PRISTIS* : formation d'une cavité copulaire pour le cœur et d'un canal copulaire pour le cône artériel.

D. *TRYGON*.

E. *RHYNCOBATUS LEAVIS*. Suivant la théorie de Krivetski, xh. représente un véritable Hyoïdeum rudimentaire.

F. *TORPEDO MARMORATA*. Dans toutes ces figures, H. désigne le pseudo Hyoïdeum.

Absence de Bah. En A et B, surface d'implantation des Radii, visibles en entier en F.

d) Chez les Chondrichthyes la copule caudale est toujours plus large et prolongée au delà des derniers arcs. Elle résulte sans doute de la fusion de plusieurs copules normales et même de plusieurs

Hybr ; mais son grand développement est aussi une adaptation du squelette médian à un rôle spécial ; en raison de ses rapports avec le cœur, on lui a donné le nom de plaque ou *cartilage cardio-branchial* (Cdbr) ; elle protège ce viscère qui lui est dorsal et qui s'y creuse parfois une cavité (fig. 39 G') et le bulbe un canal.

Chez les *Osteichthyes* elle est absente (*Trigla*, par exemple) ou bien mince et ensiforme et répond à l'image de *copulo-style*.

Chez tous les Poissons, quel que soit le degré de fusion copulaire, la partie caudale de l'appareil copulaire forme une *voute dorsale squelettique entre la cavité pharyngienne et le cœur*, et met ce dernier à l'abri des heurts que provoquent le passage de grosses proies dans le pharynx.

*
* *

B. — MODALITES DES COPULES CHEZ LES CHONDRICTHYES. — *a)* Lorsque les arcs sont parallèlement développés, orientés et disposés les uns par rapport aux autres, il est logique qu'il en soit de même des copules et *Heptanchus* nous en offre la démonstration (fig. 37 A). Mais lorsque les arcs sont convergents lorsque la région médio-ventrale s'élargit en avant ou en arrière, la belle ordonnance primitive des copules est troublée ; quelques-unes se réduisent ou disparaissent ou se fusionnent (ainsi *Heptanchus* a 6 pièces, *Chlamydoselachus* et *Hexanchus* en ont 4, *Squatina* 3, *Spinax* 2 : Bah et Cdbr (fig. 37 L).

b) L'absence de Babr 1 est la règle, sauf chez les HOLOCÉPHALES (fig. 40), *Cestracion* (fig. 37 D) ; chez ce dernier Babr 1 n'est plus qu'un reliquat, reliquat précieux à considérer car il est une indication d'une disposition ancestrale plus régulière et plus complète ; de plus, il nous incline à induire, dans les autres espèces, que Babr 1 a réellement disparu et ne s'est pas soudé à Bah comme on pourrait le supposer.

La disparition de Babr 1 s'accompagne d'un vide entre Bah et Babr 2 ; en même temps nous voyons l'arc Br 1 avoir un Hybr 1 atrophié (*Mustelus*, fig. 28 E) ou même disparu (*Hexanchus*, fig. 37 B) ou peut-être homocontinu avec Cebr 1 (*Acanthias*, fig. 38 H) ; en outre, il est dirigé *en avant*, sur le Bah, orientation

inverse de la normale. Tout ceci nous montre une association copulaire de Prbr 1 avec Br 1 et celle-ci a sans doute des nécessités fonctionnelles ; la convergence de l'arc Br 1 sur Bah est certainement la cause (non la conséquence) de l'atrophie ou de la disparition de Hybr 1 et de Babr 1.

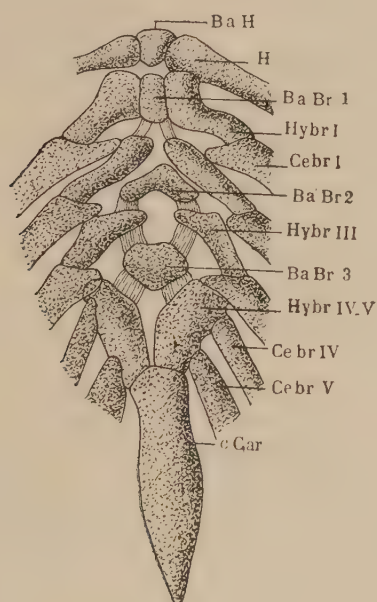


Fig. 40. — Appareil copulaire d'un embryon de 85 m/m chez *CALLORHYNCHUS ANTARCTICUS*, vue ventrale (reconstitution de Schauinsland).

c) Lorsque les copules disparaissent, il semble que la plaque Cabr prenne plus d'importance (comparez *Heptanchus* à *Squatina*, fig. 37 A et F) ; les Hybr convergent vers elle (*Spinax*, fig. 38 L) et s'ils ne l'atteignent pas, s'accollent (*Galleus*, *Scyllium catulus* *cuv.*, fig. 38 I et J). Ce sont certainement les forces mécaniques qui décident de ces modalités.

d) Br 4, Br 3, Br 2 de *Scymnus* (fig. 38 G) semblent trois stades intermédiaires : Br 4 est normal ; Br 3 et Br 2 montrent la disparition de la copule par fusion avec les Hybr entre lesquels elle

s'intercale. Rappelons que pour Jaekel (1895) une copule naît par fusion des extrémités d'une paire d'hypobranchiaux (p. 53). Il y aurait donc ici retour vers une disposition primitive.

e) Si certains auteurs sont d'avis contraire (Vialleton, 1911), beaucoup d'autres considèrent la plaque Cdb_r comme représentant des copules fusionnées. On peut soutenir aussi que dans elle se sont fondus des Hybr (*Chlamydoselachus*).

La plaque Cdb_r peut, dans sa région postéro-arcuale, être subdivisée (fig. 38 H).

f) Chez *Raja* et les RAIES en général (1), l'atrophie des copules des premiers arcs s'accompagne d'atrophie des Hybr correspondants ; c'est pour la même cause mécanique, architecturale que les uns et les autres se sont réduits. La plaque Cdb_r constitue presque à elle seule l'appareil copulaire ; Bah est lui-même atrophié (*Raja*, fig. 41 A) ou déhiscent (*Torpedo*, fig. 39 F).

g) Nous avons donné plusieurs exemples montrant la fusion d'hypobranchiaux avec une copule (d) ou avec la plaque Cdb_r (c) ; d'autre part, nous avons indiqué la liaison spéciale de Hybr 1 avec Bah chez tous les SÉLACIENS (b) ; chez les très spécialisés RAJIDÉS, Rabinerson (1925) a montré la participation que pouvait prendre Hybr 1 à la constitution des parties latérales de Bah (atrophié chez ces Poissons), en se basant sur les rapports de Hybr 1 avec Cebr 1 et avec les artères arcuales efférentes, et en groupant des images transitionnelles (fig. 41 A, B, C, D).

On peut aussi, sur cette figure, en tenant compte de la situation des vaisseaux et en supposant que ceux-ci sont demeurés fixes, retrouver dans les formes très variables (les plus atypiques chez les Poissons) de la plaque Cdb_r et des Hybr, ce qui correspond aux pièces primitives.

h) Si Bah est très atrophié chez les RAJIDÉS, chez tous les autres Chondrichthyes il est au contraire bien développé ; chez beaucoup il présente un prolongement oral ; le *processus lingual* que nous retrouverons chez la majorité des Osteichthyes et même des Tétrapodes (Sauropsidés).

(1) *Squatina*, par contre, possède une forte copule Bah (fig. 15).

Celui-ci n'est-il qu'un processus, c'est-à-dire une dépendance de Bah acquise secondairement ? Ou bien est-il un élément copulaire préhyal, intermandibulo-hyal qui, secondairement, s'est soudé

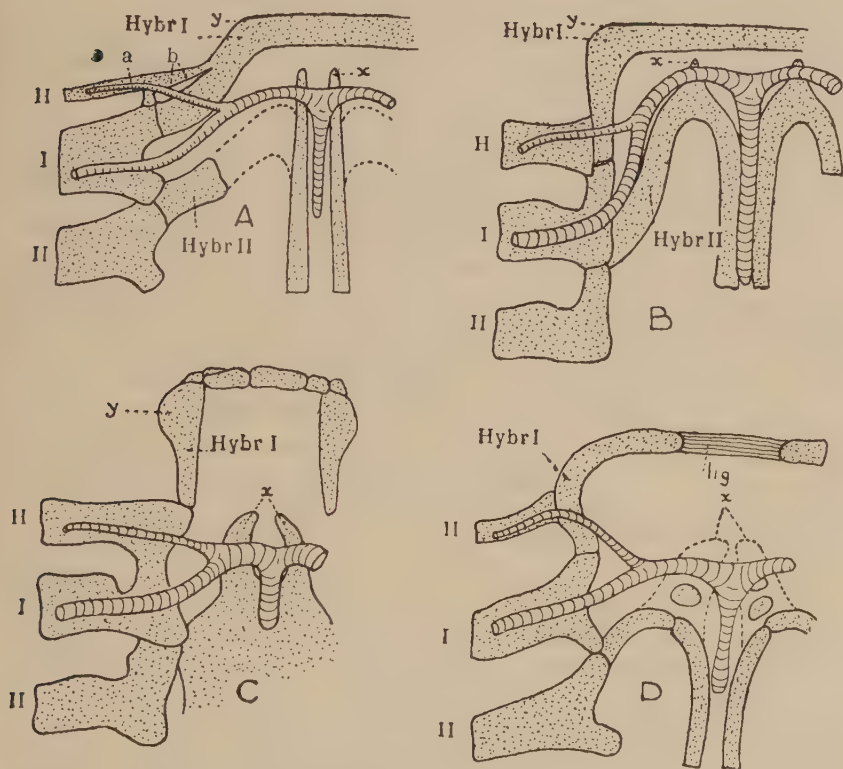


Fig. 41. — Schémas de la région copulaire antérieure chez 4 RAJIFORMES adultes, vues ventrales (Rabinerson) :

A. *RAJA CLAVATA*. — B.

~~A. *RHINOCHIMAERA*~~ B. *RHINOCHIMAERA* HALEVI. — C. *TRYGON*. — D. *TORPEDO* ; destinés à montrer la participation de Hybr 1 à la formation de Bah et aussi celle de Hybr 2 à la constitution de la plaque cardio-branchiale.

à Bah ? Ou est-il l'un et l'autre ou tantôt l'un, tantôt l'autre ? Il est difficile de répondre à ces questions. Nous nous contenterons de faire état des documents suivants :

1° Chez les TÉLÉOSTÉENS, ce qu'on appelle Bah naît nettement préhyal (*Salmo*, fig. 32) ; le terme de Bah ne nous paraît alors vraiment pas justifié à moins d'admettre que ce Bah s'est déplacé ; mais si on lui refuse le nom de Bah, on doit changer toute la terminologie des copules subséquentes et créer ainsi une confusion avec les ouvrages de presque tous les auteurs. *Pour notre part, nous n'appliquerons pas l'appellation de Bah au processus lingual des TÉLÉOSTÉENS.*

2° L'interprétation de Bah des RAJIDÉS par Rabinerson montre, si elle est juste, combien un élément (Hybr, fig. 41) peut se déplacer.

3° White (1895) a signalé chez *Hexanchus* (fig. 37 B) et *Laemargus*, la présence de petites formations cartilagineuses anormales précopulaires, intermandibulo-hyales ; il ne les interprète pas mais il les voit si indépendantes qu'il en ferait volontiers les restes d'un arc disparu (influence de la théorie de Van Wijhe, p. 73).

Gegenbaur (1898) hésite sur la question d'origine du processus lingual, non seulement à cause des faits précédents mais parce qu'il constate, lui aussi, la trace d'un élément préhyal sous la forme anormale d'une subdivision transversale de ce processus chez *Heptanchus*.

4° Chez l'antique *Pleuracanthus* Jaekel (1895) a trouvé des dispositions qui ont ébranlé la conception de la situation primitivement interbranchiomérique des copules, conception que Gegenbaur avait soutenue jusqu'à cette époque. Pour Jaekel les arcs se prolongent primitivement jusqu'à la ligne médiane, s'y touchent, plus tard s'y fusionnent pour former une copule dont ils s'isolent ensuite. Mais chez *Pleuracanthus*, alors que les arcs Br s'inclinent caudalement vers la ligne médiane, les arcs Prbr 1 au contraire s'y redressent cranialement ; il n'y a pas de Bah mais il y a des Hyh (exception chez les Chondrichthyes) ; on peut supposer que c'est un premier temps de l'évolution et que Bah naîtra par fusion des Hyh (?) ; il est important de noter qu'ici les arcs hyaux ont tendance à se prolonger en avant, à dessiner par eux-mêmes une sorte de processus lingual.

5° Chez *Chlamydoselachus*, Garman (1885) nous montre Bah avec un processus lingual et *perforé* à sa base (fig. 36) : est-ce une perforation secondaire sans grande importance théorique ? Ou est-ce la trace des Hyh dont Bah aurait pu être primitivement formé (selon la conception de Jaekel) ?

Il est difficile de se prononcer entre ces documents importants mais contradictoires. *Nous inclinons cependant à voir dans le processus lingual (total ou partiel) un élément préhyal.*

*
* *

C. — MODALITES CHEZ LES OSTEICHTHYES. — L'appareil copulaire y est *continu*, de calibre *régulier* ; mais les éléments primitifs ou basibranchiaux s'y sont fusionnés par groupe ; à chacun de ces groupes nous donnerons le nom de copule (quelle que soit sa pluralité), à l'élément primitif interbranchiomérique nous réservons le nom de basibranchial.

On observe 1, 2, 3 ou 4 copules (en tant que pièces cartilagineuses, car dans chacune peuvent apparaître plusieurs pièces osseuses). Ces modalités ne nous paraissent pas très intéressantes ; elles sont sans doute le résultat de nécessités fonctionnelles mais que nous ne savons pas préciser. Nous nous bornerons à prendre quelques exemples parmi les principales espèces :

CROSSOPTÉRYGIEN. — *Polypterus* adulte n'a qu'une copule sur laquelle se branchent à distance régulière (aussi régulière que lorsqu'il y a 4 copules) Prbr 1 et les 4 arcs Br. Pas de processus lingual, sans doute pas de Bah, pas de copulo-style (Van Wijhe, 1882 ; Allis, 1928).

HOLOSTÉEN. — *Lepidosteus* n'a que 2 copules : un Bah des auteurs qui nous semble plutôt un élément préhyal et une copule caudale supportant Prbr 1 et 4 arcs Br, Br 5 ne l'atteignant pas (Van Wijhe).

CHONDROSTÉEN. — *Acipenser* a 3 copules : l'antérieure, avec processus lingual, s'étend jusqu'à Br 3 et représente (processus lingual mis à part) Bah, Babr 1, Babr 2 fusionnés ; la moyenne est Babr 3 ; la postérieure est Babr 4 et est prolongée par un copulostyle. Chez *Polyodon* il en est de même (Van Wijhe).

HOLOSTÉEN. — *Amia* a 4 copules, pas de processus lingual (Allis, 1897) ; un Bah imparfaitement isolé ; une copule qui représente Babr 1 + Babr 2 ; une autre qui équivaut à Babr 3 + Babr 4 ; un copulostyle (Babr 5).

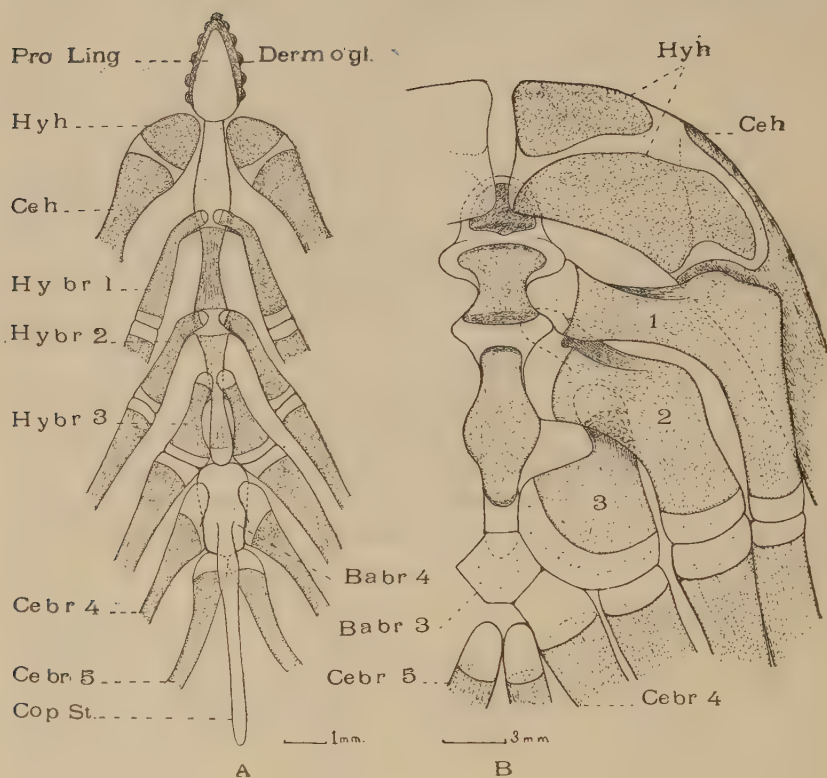


Fig. 35. — Régions copulaires de :
A) *Osmerus Eperlanus* L. adulte (vue ventrale) ;

B) *Triga milvus* L. adulte (vue dorsale)
(méthode de Spalteholz). Os en grisé, cartilage en clair.

En A, parmi les formations ostéodermiques, seul le dermoglosse a été représenté.

En B, Hybr 1, 2, 3. Les extrémités copulaires antérieures sont situées sur un plan plus ventral ; les Hyh sont unis entre eux par du tissu fibreux. On n'a pas dessiné les denticules osseuses des arcs.

TÉLÉOSTÉEN. — Les formules sont aussi variables que précédemment ; le nombre le plus fréquent de copules est 3 ; il y a (*Osmerus*, *Salmo*) ou il n'y a pas (*Trigla*) de processus lingual ; il y a (*Osmerus*, *Salmo*) ou il n'y a pas (*Trigla*) de copulostyle.

Le développement chez *Salmo salar* et *fario* a été bien étudié (Stöhr, 1882 ; Parker, Schleip, 1903 ; De Beer, 1928) et montre que chez l'embryon le nombre de centres de chondrification correspond au nombre des pièces cartilagineuses définitives ; chez l'embryon et chez l'adulte il y a donc 3 copules : un élément préhyal (Bah de la majorité des auteurs) que nous n'appellerons pas Bah mais simplement processus lingual quoiqu'il naisse indépendant (fig. 20) ; un élément moyen représentant phylogénétiquement Bah + Babr 1 + Babr 2 ; un élément postérieur (Babr 3 + Babr 4) prolongé par un petit style ; s'il n'y a pas de séparation chez l'embryon entre Bah, Babr 1, Babr 2, par contre il y a des étranglements qui correspondent aux points d'appui des arcs Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3.

Chez *Osmerus eperlanus* adulte on trouve d'avant en arrière : un processus lingual indépendant, très proéminent dont nous faisons un élément préhyal ; puis une copule représentant Bah + Babr 1 + Babr 2 + Babr 3 ; enfin une autre copule correspondant à Babr 4 et prolongée par un copulostyle long et étroit.

Chez *Trigla milvus* Risso, nous observons : absence totale de processus lingual (les Hyh se touchent presque sur la ligne médiane) ; puis une copule résultant de la fusion de Bah + Babr 1 ; une autre correspondant à Babr 2 + Babr 3 ; enfin une toute petite représentant Babr 4. Il n'y a pas de copulostyle saillant.

Chez *Merlangus argenteus* Guichen, il existe un processus lingual purement fibreux, une sorte de langue molle et en arrière 3 pièces médianes : une antérieure représentant Bah + Babr 1 + Babr 3 ; une moyenne équivalant à Babr 4 ; une postérieure, copulostyle libre.

La lecture de la région copulaire est souvent très difficile.

Transformations osseuses. — a) Elles sont en général parallèles à l'ossification des arcs, c'est-à-dire faibles chez les CHONDROS-TÉENS, marquées chez *Polypterus*, HOLOSTÉENS et surtout TÉLÉOSTÉENS ; exemples :

CHONDROSTÉEN : chez *Acipenser*, toutes les copules sont cartilagineuses (Van Wijhe, 1882).

CROSSOPTÉRYGIEN : chez *Polypterus*, l'unique pièce est entièrement osseuse, sauf une faible partie postérieure (Allis, 1922).

HOLOSTÉEN : chez *Lepidosteus* (Van Wijhe), chez *Amia* (Allis, 1897), il y a un seul élément osseux entre Br 2 et Br 3.

TÉLÉOSTÉEN : Le processus lingual est en grande partie cartilagineux et le copulostyle toujours, ainsi que la partie adjacente (Babr 4) ; les pièces osseuses s'étendent en général des arcs hyaux aux arcs Br 3 ou 4.

Chez *Salmo salar*, la copule moyenne comprend 3 pièces osseuses disposées entre les arcs Br 1, Br 2, Br 3.

Chez *Osmerus*, il y a 2 pièces osseuses entre Br 1 et Br 3 (fig. 35).

Chez *Trigla*, la disposition interbranchiomérique est moins nette ; nous comptons 3 pièces osseuses entre les arcs hyaux et Br 3 (fig. 35).

Chez le *Merlangus* nous ne trouvons plus qu'une pièce osseuse entre Br 3 et 4, etc...

b) Outre ces os de cartilage (ou en grande partie de cartilage), il y a des pièces dermiques : ainsi chez *Osmerus eperlanus* il y a 4 pièces dorso-copulaires dentées revêtant les trois quarts antérieurs de l'appareil copulaire ; l'une enveloppe en grande partie le processus lingual et porte les dents les plus fortes ; les trois autres sont disposées interbranchiomériquement à la suite.

Chez *Trigla* aucune de ces formations n'existe.

Chez les deux précédents, chez presque tous les Téléostomes, on rencontre ventralement la plaque gulaire dont il a été parlé (p. 92) et que nous considérons comme n'ayant que des rapports très secondaires avec les copules.

CHAPITRE III

GNATHOSTOMES AMPHIBIES

Nous avons vu quelles importantes modifications avait déjà entraînées la formation des mâchoires, c'est-à-dire l'adaptation des arcs les plus craniaux aux fonctions de préhension.

Un grand événement pour la destinée de l'appareil branchial est l'apparition de la respiration pulmonaire. Celle-ci se localisera en arrière de l'appareil branchial et libèrera ainsi la région pharyngienne. L'appareil myo-squeletto-épithélial branchial va régresser, mais il ne disparaîtra pas complètement, parce qu'il s'adaptera à de nouvelles fonctions.

La respiration pulmonaire débute chez les **Dipneustes**, s'accroît chez les **Amphibiens** et devient exclusive dans les autres classes.

*
* *

L'APPAREIL HYOBANCHIAL DES DIPNEUSTES

Les **Dipneustes** sont représentés par quelques espèces éteintes (*Dipterus*) et trois poissons actuels : *Ceratodus* ou *Néoceratodus forsteri*, *Protopterus*, *Lepidosiren*. Ils sont caractérisés par la présence d'une vessie natatoire ventrale pouvant remplir le rôle de poumon ; aussi assiste-t-on chez eux au déclin de la fonction et de la morphologie branchiales.

A. — FORMULES BRANCHIALES. — *Ceratodus* est le moins régressé et possède 5 fentes viscérales :

Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, B, 5

et 7 arcs viscéraux :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5.

L'arc Prbr 1 a une pseudobranchie caudale (dans la fente Br 1) ; Br 1 à 4 sont holobranchiaux ; Br 5 est abbranchial.

Protopterus a aussi 5 fentes viscérales semblables, mais 8 arcs : Prbr 2, Prbr 1, Br x, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5, dont nous discuterons plus loin (fig. 42).

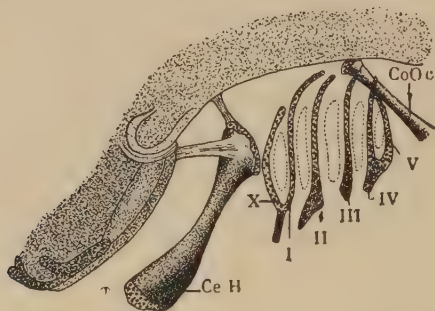


Fig. 42. — Appareil hyobranchial de *PROTOPTERUS ANNECTENS*, vue g.
(Wiedersheim)

Arcs Br (1 à 5) non subdivisés. Pas de copule. Symphyse entre les Ceh ; pas de Hmd ; lig. hyo-suspendeur et mandibulo-hyal.

En K, arc supplémentaire (Brx).

L'arc Br x possède une hémibranchie vraie, c'est-à-dire artérialisant du sang veineux ; les arcs Br 1 et 2 sont abbranchiaux ; Br 3 et 4 sont holobranchiaux ; Br 5 a une hémibranchie craniale. Il n'y a donc que deux fentes holobranchiales (Br 4 et 5).

Lepidosiren est le plus régressé et n'a que 4 fentes viscérales :

Br 2, Br 3, Br 4, Br 5

mais 7 arcs viscéraux :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5.

Parmi ces arcs 3 sont holobranchiaux (Br 2, 3, 4) et les autres abbranchiaux.

Si l'on compare ces formules numériques avec celles de la majorité des Téléostomes, on voit que le nombre d'arcs n'a pas changé (*Protopterus* mis à part) mais que leur branchialisation, c'est-à-dire leur fonction respiratoire, a diminué.

En comptant pour 1 une hémibranchie, c'est-à-dire une rangée de lamelles branchiales, nous avons chez les Poissons, bilatéralement :

SÉLACIENS : au minimum, 9 rangées ;

CHONDROSTÉENS : au maximum, 9 rangées ;

HOLOSTÉENS et TÉLÉOSTÉENS : au minimum, 8 rangées ;

DIPNEUSTES : *Ceratodus*, 8 rangées ;

Protopterus et *Lepidosiren*, 6 rangées.

Ces chiffres sont déjà démonstratifs, mais moins cependant que les caractères suivants : comparativement aux Téléostomes, les arcs sont, ainsi qu'on le verra, chacun très atrophié, les lamelles branchiales moins développées et moins nombreuses.

* *
*

REMARQUES. — a) *Protopterus* soulève un problème important dont il a déjà été parlé à propos de *Raja* (p. 72) ; c'est celui de la duplicité de l'arc hyal. Chez ce poisson, il y a 6 arcs Br mais le premier (x) n'est, à aucun stade, séparé de l'arc hyal par une fente ; il est uni ventralement avec Br 1 (il en est de même entre Br 4 et 5) ; il a une hémibranchie caudale. Il ne peut pas porter le nom de Br 1 lequel est dévolu chez tous les Vertébrés à celui qui est innervé par le nerf IX. Il dépend du nerf VII. On peut l'appeler Br x pour ne rien préjuger. Van Wijhe (p. 73) s'est basé sur ce cas comme sur celui de *Raja* pour imaginer que le branchiomère Prbr 1 était phylogénétiquement double et que cette duplicité primitive reparaissait dans ces cas. Cette interprétation a été critiquée

mais il est difficile d'en substituer une autre ; pour le cas de *Raja*, nous avons accepté l'explication de Krivetzki (p. 75) ; pour *Protopterus*, avant Krivetzki (1917), K. Fürbringer (1904), avait formulé une hypothèse semblable : isolement et soudure de radii ou de saillies denticulaires hyaux. Il est curieux de voir réapparaître un arc branchial (qui, sauf *RAJIDÉS*, ne se manifestera jamais) chez un Poisson, qui est en pleine régression branchiale ; on se heurte d'ailleurs aux mêmes difficultés, si on dit que cet arc x est une néoformation (quel que soit le mécanisme invoqué) ; l'arc x ne se voit pas chez les autres Dipneustes.

b) On a vu précédemment les formules numériques des arcs et des fentes chez les Dipneustes ; le nombre (5) des arcs Br est celui de la majorité des Poissons (sauf chez *Protopterus* : $x + 5$) ; le nombre des fentes n'a pas varié chez *Ceratodus* et *Protopterus*, mais tombe à 4 chez *Lepidosiren* (Br 2, 3, 4, 5) ; ce n'est donc pas la fente la plus caudale, comme on l'a vu jusqu'ici dans l'évolution, mais la plus craniale (Br 1) qui disparaît. Chez les Amphibiens adultes, réadaptés à la vie aquatique, nous verrons persister une ou plusieurs fentes et ce seront également toujours les plus caudales. Et pourtant, chez *Lepidosiren* comme chez ces Amphibiens, la fente Br 1 qui s'obstrue est située entre des arcs beaucoup plus développés que les suivants... Il faut donc admettre que ces dispositions ne sont pas que des phénomènes régressifs, mais sont liées à des besoins fonctionnels. Il faut avouer aussi que nous ne les comprenons pas très bien, surtout quand nous voyons, dans cette même région où la fente Br 1 peut disparaître (*Lepidosiren*), persister une hémibranchie hyale (*Ceratodus*) ou même apparaître un arc supplémentaire (x) (*Protopterus*). Il y a là, en apparence tout au moins, des faits qui s'élèvent contre la logique que nous voulons mettre dans les phénomènes naturels.

c) Une disposition curieuse, dont nous n'avons pas encore parlé, est la présence chez les embryons et jeunes individus de *filaments branchiaux externes*. Nous en traiterons à propos des Amphibiens.

B. — CARACTERES ET CONSTITUTION DES ARCS. —

Les modifications régressives de l'appareil viscéral des *Dipneustes* sont dues non seulement à la diminution des fonctions branchiales respiratoires mais aussi à l'autostylie des mâchoires (p. 96). En effet, d'une façon très voisine (Sewertzoff, 1902 ; Edgeworth, 1925) de ce qui se passera chez les *Amphibiens* et les autres *Tétrapodes*, le cartilage palato-carré se soude au neurocrâne et libère ainsi l'arc hyal de son rôle suspenseur mandibulaire.

Est-ce surtout sous l'influence de dégénérescences fonctionnelles, est-ce aussi parce qu'ils dérivent d'ancêtres peu évolués, les *Dipneustes* présentent dans la région qui nous occupe, et aussi par ailleurs, des caractères très primitifs, mélangés à d'autres nettement régressifs. Nous allons rapidement passer en revue tout l'appareil viscéral.

a) Il est possible que les 2 petits cartilages *paramandibulaires*, *parameckéliens*, signalés par K. Fürbringer (1904), Agar (1906), etc., chez l'embryon de *Protopterus* et de *Lepidosiren* représentent les cartilages ou *arcs labiaux* (Prbr 4 et 3) des SÉLACIENS.

b) L'*arc mandibulaire* (Prbr 2) est formé de deux pièces cartilagineuses d'abord (cart. de Meckel et cart. palato-carré), ossifiées ensuite, dont la seconde se fusionne très précocement avec le neurocrâne (fig. 43).

c) L'*arc hyal* (Prbr 1) chez *Protopterus* et *Lepidosiren* est réduit à sa moitié ventrale qui n'est formée que d'une seule pièce, très solide, ossifiée, l'hyoïdeum, équivalant à un *Ceh* (Bridge, 1898 ; Gaupp, 1904 ; Agar, 1906, etc.) et est relié par de solides ligaments au crâne (lig. hyo-suspenseur) et à la mandibule (lig. hyomandibulaire) (Huxley, 1876) (fig. 43). Sur sa face interne, Bridge (1898) signale un cartilage, reste de radii cartilagineux.

Mais chez *Ceratodus*, l'arc hyal, dans sa moitié dorsale, garde encore, très rudimentaires, les pièces caractéristiques des Téléostomes : un *Hmd* (Huxley, 1876 ; Ridewood, 1894 ; Sewertzoff, 1902 ; Gaupp, 1904) avec un processus antéro-ventral symplectique (Huxley) et dans le ligament hyosuspenseur un nodule cartilagineux *interhyal* (Ridewood, 1894 ; Bridge, 1898 ; K. Fürbringer, 1904 ; Gaupp, 1904). Extrêmement réduit, *Hmd* s'appuie sur le bord caudal du quadratum. La moitié ventrale de l'arc est bien

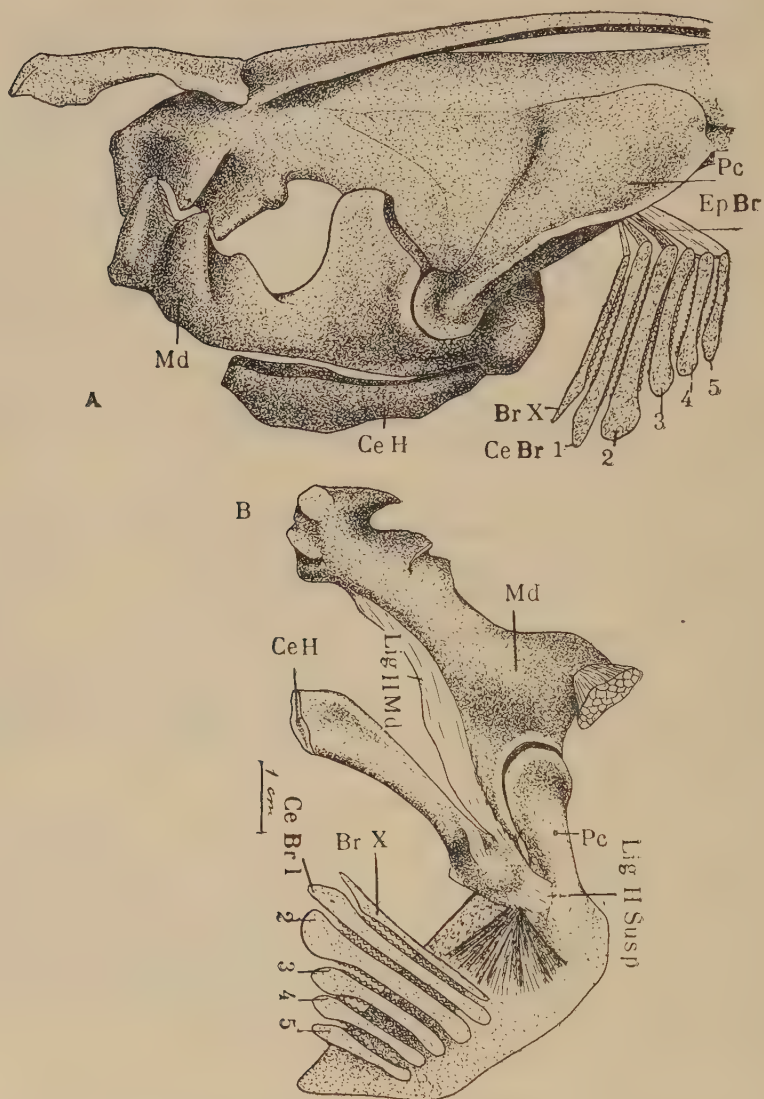


Fig. 43. — A *Protopterus dolloi* Blge. — Vue gauche du squelette céphalique.

Les arcs Brx et Br 3, 4, 5 ne sont reliés au crâne que par des ligaments. Br 1 et 2 ont un Epr.

B. vue ventrale. Ni Hyh, ni Hybr, ni copule.

développée et subdivisée en Ceh (osseux), Hyh (cartilagineux). Enfin, il y a un basihyal (cartilagineux) alors que chez les deux Dipneustes précédents il n'en existe pas.

Ceratodus représente donc, au point de vue constitution arcuale hyale, branchiale aussi comme on le verra, une transition entre les Téléostomes et les autres Dipneustes ; ainsi, ces derniers nous apparaissent comme des Téléostomes régressés. Leur autostylie, d'où découle une grande partie de leurs caractères arcuaux et hyaux, est secondaire, Dollo (1895).

Du fait de l'atrophie des arcs Br, l'*opercule* des Dipneustes est très réduit ; il n'y a plus de rayons branchiostèges (Bridge, 1898) mais seulement 2 petits *operculaire* et *interoperculaire* (Huxley, Gaupp, 1905) en rapport ligamenteux l'un avec le Pc (rapport secondaire, par suite de la régression de Hmd, Gaupp) l'autre avec la mandibule. Soudée à la face interne de l'operculum (Op et Iop) des Dipneustes, on voit, caractère primitif, une plaque cartilagineuse, reste de radii concrets (Huxley, Van Wijhe, 1882 ; Bridge, 1898).

d) Les arcs Br chez *Ceratodus* montrent de faibles traces de subdivision. Ainsi peut-on distinguer 3 pièces *Cebr*, *Epbr*, *Phbr* dans Br 1, 2, 3, ; 2 pièces : *Cebr*, *Epbr*, dans Br 4 et 1 pièce : *Cebr* dans Br 5 (Van Wijhe, 1882).

Chez *Protopterus dolloi* Blge on ne voit que 2 pièces (*Cebr*, *Epbr*) dans les arcs Br 1 et 2 ; les autres arcs sont indivis.

Chez *Lepidosiren* tous les arcs sont indivis (Bridge, 1898).

Nous résumons les données précédentes dans les formules suivantes :

Arcs	<i>Ceratodus</i>	<i>Protopterus</i>	<i>Lepidosiren</i>
Prbr 1	Hyh, Ceh, Ih, Hmd	Ceh	Ceh
Br x		Cebr x	
Br 1	Cebr 1, Epbr 1, Phbr 1	Cebr 1, Epbr 1	Cebr 1
Br 2	Cebr 2, Epbr 2, Phbr 2	Cebr 2, Epbr 2	Cebr 2
Br 3	Cebr 3, Epbr 3, Phbr 3	Cebr 3	Cebr 3
Br 4	Cebr 4, Epbr 4	Cebr 4	Cebr 4
Br 5	Cebr 5	Cebr 5	Cebr 5

e) Chez *Ceratodus*, il y a en arrière de *Bah*, noyés dans du tissu fibreux, 2 petits *Babr* (Huxley, 1876) mais encore le second est-il inconstant (Van Wijhe, 1882).

Chez *Lepidosiren* et *Protopterus*, il n'y a ni *Bah*, ni *Babr*.

Les arcs Br, de plus en plus faiblement développés d'avant en arrière, sont lâchement reliés entre eux et au squelette axial par des ligaments. De même, leurs extrémités ventrales, démunies de support copulaire, sont ou bien soudées entre elles (Br x et Br 1 ; Br 4 et Br 5, chez *Protopterus*) ou libres et reliées par des tractus fibreux.

Cette régression copulaire chez les Dipneustes est à remarquer. Rarement nous la retrouverons aussi exagérée.

En somme l'arc hyal est seul bien développé mais uniquement dans sa partie ventro-latérale (hyoïdeum). Il y est même très puissant et s'appuie sur son congénère opposé, directement (*Lepidosiren*, *Protopterus*) ou par l'intermédiaire d'une copule (*Ceratodus*) ; il constitue donc l'élément squelettique majeur du plancher bucco-pharyngien.

Concluons en disant que chez les Dipneustes il n'y a plus d'appareil hyo-mandibulo-branchial mais simplement *hyo-branchial* ; cette condition va prévaloir chez les Tétrapodes.

CHAPITRE IV

GNATHOSTOMES AMPHIBIENS

L'appareil hyobranchial des Amphibiens

On a vu chez les *Dipneustes* apparaître des organes pulmonaires très primitifs, mais suffisamment fonctionnels pour entraîner une notable régression de l'appareil branchial épithélial et squelettique ; fonctionnellement et morphologiquement, les *Dipneustes* sont des amphibiens mais pour beaucoup d'autres caractères ils ne sont pas des *Amphibiens* au sens systématique du mot. On a vu également chez les *Dipneustes* le palato-carré s'attacher étroitement à la base du neurocrâne (autostylie) et l'arc hyal perdre ses fonctions suspensorielles vis-à-vis de l'arc mandibulaire, en devenir indépendant. Ces conditions vont se retrouver plus accentuées chez les *Amphibiens*.

En apparence, les *Amphibiens* forment une transition merveilleuse entre les précédents Poissons et les Vertébrés exclusivement pulmonés. En fait, quelle que soit la distance qui les sépare des *Dipneustes* ou d'un ancêtre voisin, rien ne s'oppose absolument à ce qu'ils dérivent d'une souche commune ; comme eux, ils sont autostyliques, montrent dans leur construction cranienne beaucoup de caractères réciproques ou transitionnels ; ils ont des branchies filamenteuses externes un peu spéciales mais qui existent déjà chez des *Dipneustes* et des *Téléostomes* ; on verra aussi qu'ils ont des poumons qui, par bien des côtés, fonctionnels surtout, se rapprochent de la vessie natatoire des Poissons. Enfin, au point de vue de leur squelette branchial ils sont les plus proches parents des Poissons.

Mais ils diffèrent des **Dipneustes** actuels, n'en sont pas la suite directe, parce que dans leur appareil branchial certains organes, comme par exemple les copules, sont moins régressés. En outre, l'extrémité dorsale de leur arc hyal n'a pas disparu, elle a persisté sous une forme différente et pour de nouvelles fonctions ; sans quitter ses relations neurocraniennes, elle s'est incorporée à l'appareil de l'audition et forme une plus ou moins grande partie du squelette transmetteur des sons, de la *columelle*.

Comme nous l'avons fait précédemment, nous énumérerons d'abord les principaux ordres et espèces que nous avons à utiliser :

Les **Amphibiens** ou **Batraciens** sont subdivisés en **STÉGOCÉPHALES** (espèces primitives éteintes, dont l'appareil hyobranchial est trop mal connu pour que nous puissions en discuter), **APODES**, **URODÈLES** et **ANOURES**.

Les **APODES** ou **GYMNOPHIONES** ou **COECILIDÉS** sont serpentiformes, sous-terrestres et malgré leur spécialisation ont gardé beaucoup des caractères primitifs stégocéphaliens (*Ichtyophis*, *Hypogeophis*, *Siphonops*).

Les **URODÈLES**, les plus abondamment représentés, comprennent plusieurs groupes :

Les **PÉRENNIBRANCHES**, chez qui les branchies persistent (*Necturus* ou *Menobranchus*, *Proteus*, *Typhlomolge*, *Siren*, *Pseudobranchus*).

Les **CADUCIBRANCHES** subdivisés en :

AMPHIUMIDÉS ou **DÉROTRÊMES**, amphibiens de grande taille dont les fentes branchiales peuvent ne pas s'effacer (*Amphiuma*, *Cryptobranchus japonicus*, *Menopoma* ou *Cryptobranchus alleghanensis*). (*Amphiumidés* et *Pérennibranches* ont été aussi réunis sous le nom d'**ICHTHYODES**).

SALAMANDRIDÉS, très nombreux, semi-aquatiques ou exclusivement terrestres, dépourvus de branchies et de fentes chez l'adulte (*Desmognathus*, *Spelerpes*, *Bathracoseps*, *Manculus*, *Plethodon*, *Amblystoma* (dont la larve néoténique est l'*Axolotl*), *Onychodactylus*, *Ranidens*, *Salamandrella*, *Hynobius* (*Ellipsoglossa*), *Triton*, *Salamandra*, *Tylostriton*, *Chioglossa*, *Salamandrina*, *Megalobatrachus*).

Les ANOURES sont les plus évolués et comprennent :

Les AGLOSSES (*Pipa*, *Xenopus* ou *Dactylethra*) ;

Les PHANÉROGLOSSES, qui ont une langue (*Discoglossus*, *Alytes*, *Bombinator*, *Pelodytes*, *Pelobates*, *Hyla*, *Hylambra*, *Phryniscus*, *Breviceps*, *Rhinoderma*, *Hylodes*, *Bufo*, *Rana*).

*
* *

A. — ROLES DE LA REGION HYOBRANCHIALE CHEZ LES AMPHIBIENS. — a) C'est chez les Amphibiens que l'appareil viscéral céphalique est encore respiratoire pour la dernière fois, mais il l'est plus ou moins et de façon diverses suivant les espèces considérées, comme on va le voir.

Tous les Amphibiens ont des arcs branchiaux munis de branchies durant une première vie larvaire aquatique ; puis ils se métamorphosent et évoluent dans différentes directions au point de vue respiratoire, qu'ils deviennent plus ou moins terrestres ou plus ou moins aquatiques.

Les uns, et parmi eux les plus évolués, la plupart des ANOURES ainsi que les APODES et beaucoup d'URODÈLES, perdent totalement leurs branchies et deviennent exclusivement pulmonés.

D'autres, certains URODÈLES, tout en devenant pulmonés, se réadaptent (Boas, 1882 ; Drüner, 1904) exclusivement à la vie aquatique et gardent leurs branchies (PÉRENNIBRANCHES).

D'autres URODÈLES enfin perdent leurs branchies mais n'acquièrent pas de poumons, sont *apulmonés* (*Plethodon*, *Spelerpes*, *Desmognathus*) ou n'ont qu'un rudiment afonctionnel d'aditus trachéopulmonaire (*Salamandrina perspicillata*, *Manculus quadridigitatus*) ; la respiration se fait par l'épithélium bucco-pharyngien (Wilder, 1894-96 ; Camerano, 1896 ; Lonnberg, 1896) et même œsophagien (Hopkins, cité par Gadow, 1909) qui acquiert une structure spéciale, devient très vascularisé. Il faut ajouter que chez presque tous les Batraciens la peau (certaines régions) joue également un rôle respiratoire. Ces singulières dispositions sont tout à fait propres à cette classe des Vertébrés.

Selon Camerano (1896), les URODÈLES apneumonés seraient surtout des terrestres, les aquatiques ayant au contraire des poumons bien développés ; ceci revient à dire que chez les Amphibiens les poumons (comme la vessie natatoire chez les Poissons) jouent un rôle *hydrostatique* important (*Necturus*, *Proteus* notamment) (Camerano, Wilder, Drüner, 1904).

b) Il a été dit plus haut que tous les Amphibiens avaient une vie larvaire aquatique ; mais il y a quelques variantes : ainsi *Salamandra atra* (URODÈLE) est vivipare et toute la vie branchiale se passe *in-utero* ; les branchies flottent dans le liquide ovulaire ; la métamorphose nous montre surtout la perte des branchies et le passage rapide à une vie pulmonée. Parmi les ANOURES, *Hylodes martinicensis* a une métamorphose extrêmement rapide, ne mène pas la vie de têtard. A l'opposé de ces cas, le plus grand nombre des Batraciens se caractérisent par une longue vie larvaire aquatique, branchialisée, avant de devenir pulmonés ou tout au moins de perdre leurs branchies. Cette vie larvaire (branchiale) est parfois anormalement prolongée (chez les URODÈLES et ANOURES, etc.), et peut même persister alors que la larve a atteint la maturité sexuelle (néoténie : Kollmann, 1882) (*Triton*, *Amblystoma*) ; il n'y a alors plus de limites entre ces derniers animaux et les véritables PÉRENNIBRANCHES.

Cette néoténie accidentelle ou expérimentale n'est-elle pas due seulement à l'influence du milieu ambiant ? On l'a cru et c'est certainement en grande partie vrai ; mais, dans ces cas excessifs (*Amblystoma*) n'est-elle pas au moins favorisée par des conditions ancestrales, n'est-elle pas une réminiscence d'un état plus primitif chez des animaux qui semblent en quelque sorte hésiter entre la vie aquatique et la vie terrestre ? On l'a cru aussi (Weissmann, cité par Gadow) et d'autant plus facilement que les plus néoténiques des Amphibiens ont aussi dans leurs caractères généraux (constitution du crâne et des vertèbres) des caractères plus primitifs. Gadow cependant s'est élevé contre cette hypothèse ; s'il voit dans les PÉRENNIBRANCHES, vrais ou occasionnels, les plus primitifs des URODÈLES, il n'en déduit pas que leurs ancêtres, immédiats tout au moins, étaient plus aquatiques, plus branchiaux.

De même il ne veut pas voir dans les URODÈLES apulmonés (et abranchiaux) des animaux plus primitifs, mais seulement des animaux qui ont « perdu » leurs poumons et ont évolué, au point de vue respiratoire, dans un autre sens.

Pour lui et la majorité des auteurs, les premiers **Amphibiens** furent des **Tétrapodes pulmonés**, quoique durant leur vie embryonnaire et larvaire leur appareil branchial fut sans doute plus développé (il semble en être ainsi chez les **STÉGOCÉPHALES**) que chez les actuels. De ceux-ci, certains précipitèrent leur évolution vers une vie très terrestre, d'autres retournèrent à la vie aquatique, se servant de ce qu'ils avaient conservé mais ne retrouvant pas ce qu'ils avaient perdu.

Ce qui précède, et qui peut paraître un peu éloigné de notre sujet, est cependant intéressant à considérer pour l'interprétation du squelette viscéral céphalique : celui-ci aura un double aspect, larvaire et adulte ; il sera conditionné par la durée de la vie larvaire, par le milieu dans lequel elle se passe et, après la métamorphose, il dépendra architecturalement de nouvelles conditions de vie, très variables on l'a vu ; il s'y adaptera secondairement. Mais d'autres facteurs agiront encore sur lui :

c) Chez les **Amphibiens pulmonés**, la mécanique n'est pas la même que chez les **Amniotes** (Townson, Cuvier, 1805 ; Gaupp, 1901 ; Wilder, 1896) ; chez les **Mammifères** les poumons suivent les mouvements d'une cage thoracique qui les dilate ou les contracte, les emplissant ou les vidant. Ici c'est la cavité bucco-pharyngienne qui seule va jouer un rôle analogue : son plancher, en s'abaissant ou en s'élevant, appelle l'air de l'extérieur vers l'intérieur ou le renvoie inversement ; c'est sur le squelette hyobranchial que vont prendre appui ces muscles pulmonaires pharyngiens ; lorsqu'il n'y a comme cavité pulmonaire que la cavité endodermique bucco-pharyngienne (**URODÈLES apulmonés**), le mécanisme est le même.

d) Chez les **Poissons** la *langue* n'est pas comparable à ce qui va exister dès les **Amphibiens**. Chez les premiers, c'est une simple saillie squelettique copulaire recouverte par la muqueuse hérissée de dents ou par un os (dermoglosse) implanté de dents. Ici la langue est une excroissance *musculaire* très mobile (Aglosses exceptés) qui va prendre un point d'appui sur la portion ventrale de l'appareil hyobranchial et par conséquent influencer sur sa morphologie. L'importance de ce facteur est telle que les Allemands lui donnent déjà le nom de *Zungenbein* (os de la langue) ; ce rôle de *Zungenbein* deviendra en effet prépondérant, presque exclusif

dans d'autres classes de Vertébrés. Ici il est déjà important, mais en raison des autres facteurs morphogénétiques précédents, l'expression nous paraît trop absolue.

e) Chez les *Dipneustes* les (ou le) poumons débouchent à la face ventrale du pharynx par un vestibule et un orifice glottique impairs. Chez les *Amphibiens* s'est formé un conduit trachéal qui, quoique encore assez court, constitue un élément intermédiaire bien individualisé entre les sacs pulmonaires et la cavité pharyngienne ; chez eux commencent à apparaître autour de la muqueuse trachéo-glottique des éléments cartilagineux bilatéraux, d'abord communs à la glotte et à la trachée ; puis, l'orifice glottique devenant capable de se fermer ou de se dilater à volonté, se différencient des aryténoïdes, cricoïde et éléments trachéaux plus ou moins annulaires.

La glotte, médio-ventrale, apparaît en arrière de l'extrémité caudale de la masse copulaire, demeure ainsi dans la fourche des derniers arcs branchiaux ou bien même s'avance dorsalement à l'appareil hyobranchial ; cet appareil laryngien prend appui musculoux, ligamenteux ou même squelettique sur l'hyoïdien et il en résulte pour ce dernier de nouvelles nécessités sinon d'extension du moins de persistance.

Telles sont les principales transformations de la région bucco-pharyngienne, les facteurs mécaniques, les raisons architecturales, très sommairement exposées, qui doivent être présentes à la mémoire quand il s'agira de comparer entre eux des appareils hyobranchiaux qui, quoique appartenant à des espèces de la même classe des Vertébrés, sont loin d'être uniformément construits. Si nous résumons, nous dirons que ce squelette sera influencé par le maintien d'une respiration branchiale chez la larve et parfois chez l'adulte, par l'adjonction d'une respiration bucco-pharyngienne ou pulmonaire (respiration commandée dans les trois cas par une mécanique bucco-pharyngienne) chez l'adulte, par le développement d'une masse musculaire linguale, surtout après la métamorphose, par des rapports de connection et de voisinage avec un conduit laryngo-trachéal, tous ces facteurs pouvant d'ailleurs varier.

B. — BRANCHIES DES AMPHIBIENS. — Les Amphibiens ont tous un appareil branchial fonctionnel, c'est-à-dire respiratoire, durant leur vie larvaire libre (aquatique) ou intra-utérine, mais leur structure branchiale épithéliale est spéciale.

Il se forme d'abord chez eux des poches et des arcs viscéraux comme chez les embryons de tous les Vertébrés, comme chez les Poissons que nous venons d'étudier. Mais très précocement, *avant* même que les poches endodermiques ne se percent, ne se transforment en fentes branchiales, on voit apparaître sur la face *externe*, à l'extrémité dorsale des arcs, *un* petit bourgeonnement ectodermique qui s'accroît énormément et devient un long *filament branchial externe* plus ou moins ramifié, lamellisé, bien vascularisé, très souple et mobile, rétractile grâce à quelques éléments musculaires arcuaux qui s'y prolongent. Il s'en développe un sur chacun des arcs Br 1, Br 2, Br 3, et il semble même, selon Brauer (1899), s'en ébaucher sur les arcs hyal (Prbr 1) et mandibulaire des embryons d'APODES (Prbr 2) (*Hypogéophis*) ; le plus développé est celui de Br 1 ou de Br 2 ; le moins développé est le plus caudal. L'ensemble de ces filaments forme bilatéralement une sorte de houppe flottante très délicate. Ce sont là les éléments respiratoires branchiaux des larves des Amphibiens, ce sont les *seuls* qui naissent chez les APODES et les URODÈLES.

Pendant qu'ils se développent, les poches endodermiques se percent mais ces percements ne doivent pas jouer grand rôle respiratoire puisque les lamelles branchiales ne se développent pas à ce niveau mais sont placées en dehors du corps de l'animal.

A la métamorphose, il y a de grandes transformations : les branchies se résorbent, les fentes s'obturent pendant que les poumons fonctionnellement les remplacent à moins que ce rôle n'incombe à l'épithélium bucco-pharyngien (URODÈLES apulmonés) ; cependant, chez certain URODÈLES qui ne quittent pas la vie aquatique (PÉRENNIBRANCHES), les branchies et les fentes persistent, ce qui n'empêche pas d'ailleurs, nous l'avons déjà vu, le développement des poumons.

Ces dispositions sont indispensables à connaître parce qu'elles nous montrent que le rôle des arcs sera très différent de ce que nous avons vu chez les Poissons ; les quelques filaments susdits étant implantés chacun sur *un* point de l'arc (près de l'extré-

mité dorsale de la fente), l'arc ne joue donc pas un rôle de support épithélial important ; les fentes ne servent sans doute que de filtre pour retenir les particules alimentaires prises par la bouche et pour chasser l'eau de la cavité pharyngienne.

En résumé, les arcs branchiaux des APODES et URODÈLES larvaires sont des *arcs nus*.

Chez les larves d'ANOURES, les formations épithélio-branchiales sont un peu différemment disposées ; d'abord apparaissent de *longs* filaments branchiaux externes (extériorisés) à l'extrémité dorsale de la face externe des arcs Br (un sur Br 1, Br 2, Br 3) de la même manière que dans les cas précédents ; puis, à la suite de ceux-ci, dorso-ventralement, de nouveaux bourgeons branchiaux externes, de même structure, de même forme mais beaucoup plus *courts*, naissent le long du bord caudal des arcs (Br 1, Br 2, Br 3, Br 4) ; au fur et à mesure de leur apparition, on voit les longs filaments branchiaux primaires, les premiers nés, se flétrir et disparaître (Van Hasselt, Dugès, 1834) ; en même temps s'étend, depuis la région de l'arc hyal, un repli ectodermique operculaire, un *opercule* (droit et gauche) qui, passant par dessus les fentes branchiales, ira se souder à la peau du tronc, enfermant ainsi les branchies nouvelles dans une *chambre branchiale* externe. Cette chambre rétrécira son ouverture postérieure progressivement, ne communiquant bientôt plus avec l'extérieur que par un petit orifice latéral (ou bien médian par rapprochement et confluence des deux orifices d et g : *Discoglossus*) ; l'orifice latéral peut s'occlure (à d surtout) mais la chambre branchiale se met alors en relation avec sa congénère opposée ; c'est la disposition la plus fréquente.

Tout cet appareil branchial disparaît au moment de la métamorphose (les branchies se flétrissent et se résorbent, les fentes s'obturent) en même temps que se développent les poumons.

*
* *

REMARQUES. — a) Chez les URODÈLES nous n'avons pas parlé de chambre branchiale externe ; il existe pourtant parfois des ébauches de repli operculaire hyal (*Typhlomolge*, Gadow, 1909 ; *Triton alpestris*, Bruner, etc.) qui peut enfermer plus ou moins complè-

tement les fentes branchiales mais qui ne s'étend pas très haut dorsalement et s'arrête à la base des branchies externes (Bruner) ;

b) Une disposition analogue à celle de *Discoglossus* peut s'observer chez certains TÉLÉOSTÉENS (*Anguilla*, par exemple). La chambre branchiale des Amphibiens a donc déjà son homologue chez des Poissons. Son repli operculaire est aussi homologue à celui des Poissons quoi qu'il ne s'y développe pas de pièces squelettiques.

L'occlusion extrême (Poissons : *Anguilla*, *Symbranchus*, *Amphipnous*) de la chambre branchiale peut être une adaptation à des conditions de vie de certaines espèces (vie dans la vase, vie en partie aérienne, par exemple) mais elle nous apparaît aussi comme liée à la régression de l'appareil branchial (Amphibiens) car nous la verrons s'accroître (fermeture complète) chez les Amniotes.

c) Beaucoup d'auteurs ont appelé *branchies externes* les filaments branchiaux extériorisés sus-dits et *branchies internes* les filaments plus courts enfermés dans la chambre branchiale des ANOURES et aussi les lamelles des Poissons. Ces termes nous paraissent propres à confusion et nous ne les avons pas employés. Néanmoins, ils veulent traduire un fait : une certaine différence entre les branchies des URODÈLES d'une part, des ANOURES et des Poissons d'autre part. Entre les URODÈLES et les ANOURES la différence est dans le degré et dans la situation surtout ; mais on trouve des formes de transition entre les unes et les autres. (Brauer, Goodrich, 1931). Entre les ANOURES et les Poissons elle est principalement dans la forme. Mais s'il y a des caractères branchiaux distinctifs qui éloignent les Amphibiens des Poissons, il y en a d'autres qui les rapprochent :

1° Lamelles et filaments (courts ou longs) ont la même origine ectodermique (Kerr, 1919) ; parfois un peu obscure chez les Poissons parce que les lamelles naissent le plus souvent quand les fentes sont déjà ouvertes, cette même origine fut en d'autres cas parfaitement mis en évidence (Goette, chez *Salmo*, 1907).

2° Les branchies filamenteuses existent aussi chez les larves de nombreux Poissons (Clemens, 1894) ; elles s'y présentent sous deux conditions différentes :

a) On les voit chez tous les embryons de SÉLACIENS ; ce sont de longs filaments dorsaux nés par allongement d'une lamelle branchiale, simple hypertrophie par conséquent d'un élément normal ; ces filaments flottent dans le liquide ovulaire (comme chez quelques Amphibiens), jouent peut-être un rôle mixte (respiratoire et nutritif) puis s'atrophient et reprennent la dimension normale des autres lamelles à l'éclosion.

b) Elles existent aussi chez quelques larves de Téléostomes (*Polypterus*) et Dipneustes surtout (sauf *Ceratodus*) mais ce sont alors des filaments branchiaux topographiquement, morphologiquement, génétiquement semblables (homologues) à ceux des URODÈLES. De ceci nous devons déjà conclure que les branchies filamenteuses extériorisées des Batraciens ne sont pas propres à ces animaux et ne sauraient élever une barrière infranchissable entre eux et les Poissons.

En raison de leurs fonctions larvaires, Kerr (1919) considère ces branchies filamenteuses, chez les Amphibiens, les Téléostomes et les Dipneustes comme des éléments respiratoires phylogénétiquement plus anciens que les lamelles. Mais ce n'est pas démontré. Boas, Gegenbaur (1898) et d'autres, ont insisté sur leurs caractères communs et les ont fait dériver les uns des autres. Cela dépend du sens donné au mot dériver. Nous ne pensons pas que ceci a succédé à cela ou même est une modification *directe* de cela ; ce sont deux formations distinctes nées d'une région épithéliale qui a le même pouvoir de différenciation ; les lamelles sont des éléments normaux (sans doute les plus anciens) pour lesquels s'est créée toute l'architecture myo-squelettique de la région branchiale ; les filaments, surtout ceux des URODÈLES, sont des organes respiratoires provisoires, des *organes d'attente*, puisque, fait le plus important, ils naissent avant que ne s'ouvrent les fentes branchiales (Amphibiens), avant que l'animal n'ait une vie active, une mécanique branchiale perfectionnée (Poissons). Chez les embryons de SÉLACIENS les filaments branchiaux ne sont que des lamelles branchiales plus précocement développées, plus précocement fonctionnelles ; chez les Amphibiens ils sont aussi apparus pour les besoins de la vie larvaire, mais ils sont néoformés parce que les lamelles typiques ne se formeront plus, parce que tout l'appareil branchial régressé. Chez les URODÈLES PÉRENNIBRANCHES ces filaments persistent chez l'adulte ; on dit avec juste raison que ces animaux sont

« réadaptés » à la vie aquatique (pas d'une façon exclusive d'ailleurs puisqu'ils acquièrent des poumons) mais ils n'ont pas retrouvé ce qu'ils avaient perdu et vivent « branchialement » avec leur appareil larvaire.

Nous concluons donc que l'appareil épithélio-branchial des Amphibiens n'équivaut qu'à l'appareil larvaire de certains Poissons (Téléostomes, Dipneustes) ; les lamelles branchiales typiques ont disparu ; sauf chez les ANOURES larvaires, les arcs Br sont à peu près nus ; leur rôle de support épithélial est donc très faible. Aussi allons-nous les voir très réduits et peu ou pas subdivisés.

*
* *

C. — FORMULES BRANCHIALES CHEZ LES AMPHIBIENS. — Maintenant que nous connaissons la valeur des mots arc, fente, branchie, nous pouvons parler de leurs formules numériques :

1° LARVAIRES. — a) Chez presque tous les Amphibiens (y compris les STÉGOCÉPHALES connus à l'état larvaire) se forment 6 *paires d'arcs squelettiques viscéraux* :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4

et par suite 5 paires de fentes viscérales dont la première (Prbr 1 ou hyomandibulaire) n'est que très fugace de sorte que la formule secondaire est de 4 *fentes* :

Br 1, Br 2, Br 3, Br 4.

Nous avons dit « presque tous », car il existe quelques exceptions par défaut et, chose étonnante, c'est chez les plus aquatiques des Batraciens que nous les rencontrons (certains PÉRENNIBRANCHES).

Parmi les PÉRENNIBRANCHES (qui comptent très peu d'espèces) *Siren lacertina* a la même formule arcuale que précédemment ; mais *Necturus*, *Proteus* ont perdu Br 4, de telle sorte qu'ils sont les plus régressés au point de vue des arcs squelettiques branchiaux. Il en est de même d'un U. SALAMANDRIDÉ : *Spelerpes bislineatus* (Smith, 1920).

La formule *arcuale* minimum chez les Amphibiens larvaires est donc :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3.

Signalons que chez les APODES Marcus (Kerr, 1919) a observé un rudiment, fugace, mésenchymateux, d'arc Br 5 avec une fugace « fente » Br 5. Ceux-ci sont donc *les moins régressés* des Amphibiens ; ils sont d'ailleurs plus primitifs à d'autres égards.

b) Chez les APODES et les URODÈLES naissent 3 *paires de longs filaments branchiaux* à l'extrémité dorsale des arcs :

Br 1, Br 2, Br 3.

Chez les ANOURES ces *longs filaments* naissent en nombre et situation semblables (*Xenopus*, *Rana* par exemple) ou sont réduits à 2 (*Alytes obstetricans*, *Hyla arborea*) ou même sont absents (*Bombinator*) ; ils ne fonctionnent que quelque temps puis disparaissent et sont remplacés par de *courts filaments*, très nombreux, répartis typiquement en deux rangées sur toute la longueur des arcs :

Br 1, Br 2, Br 3, Br 4.

Les ANOURES sont donc les mieux pourvus au point de vue *branchies*.

*
* *

2° ADULTES. — A la métamorphose il y a un remaniement plus ou moins profond de tout l'appareil épithélio-musculo-squelettique hyobranchial, remaniement qui apporte quelques néoformations, mais dont le caractère général est une réduction.

*
* *

a) La réduction numérique des *arcs* est poussée au maximum chez tous les ANOURES, URODÈLES PÉRENNIBRANCHES, quelques URODÈLES *Amphiumidés* et *Salamandridés* ; chez ceux-ci voici la formule des arcs viscéraux (*quelle que soit leur étendue*) :

APODES : *Ichthyophis glutinosus* :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4.

U. PÉRENNIBRANCHES : *Siren lacertina* (Sirenidés) :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4.

U. AMPHIUMIDÉS : *Menopoma*, *Amphiuma means* :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4.

U. SALAMANDRIDÉS : *Megalobatrachus japonicus* :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3.

U. PÉRENNIBRANCHES : *Necturus*, *Proteus* :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3.

U. SALAMANDRIDÉS : *Hynobius nebulosus* :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3.

U. AMPHIUMIDÉS : *Cryptobranchus japon.*, *Amphiuma means* :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2.

U. SALAMANDRIDÉS : majorité des espèces :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2.

Cette dernière formule représente le minimum de réduction arcuale et est la plus fréquente puisque les SALAMANDRIDÉS forment la grosse majorité des URODÈLES.

Chez les ANOURES adultes on peut donner aussi cette même formule de réduction arcuale :

Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2

mais elle y représente un maximum et Br 1 et Br 2 ne sont reconnaissables que par interprétation génétique ; parfois enfin l'arc hyal (Prbr 1) peut disparaître de la région pharyngienne (*Pipa*).

La formule est alors :

Prbr 2, Br 1, Br 2.

En ne voyant que des supports branchiaux dans les arcs Br, nous avons constaté que, parmi tous les Amphibiens larvaires, ce sont les ANOURES qui ont le squelette « branchial » non seulement le plus développé, mais le plus branchialisé (p. 136) ; par contre, parmi tous les Amphibiens adultes, nous voyons maintenant que ce sont les ANOURES qui sont arcualement les plus réduits quantitativement et, comme nous le verrons, qualitativement.

A la métamorphose, les *fentes branchiales* de la larve s'oblitérent chez les ANOURES, les APODES et les URODÈLES sauf, parmi ces derniers, quelques réadaptés à la vie aquatique ; ceux-ci gardent 1 à 3 fentes :

U. PÉRENNIBRANCHES : <i>Siren lacertina</i>	Br 2, Br 3, Br 4
<i>Typhlomolge</i>	Br 2, Br 3,
<i>Proteus</i>	Br 2, Br 3,
<i>Necturus</i>	Br 2, Br 3,
<i>Pseudobranchus</i>	Br 3,
U. AMPHIUMIDÉS : <i>Menopoma</i>	Br 3,
<i>Amphiuma means</i>	Br 3,

Suivant Goodrich (1931) (la formule précédente est de Gadow, 1909), les fentes persistantes chez *Siren* seraient Br 1, Br 2, Br 3 (?).

*
* *

b) Les 3 paires de *branchies* larvaires ne persistent que chez les PÉRENNIBRANCHES (Cuvier), mais elles ont perdu leur disposition arcuale, se sont rapprochées les unes des autres et sont implantées le long de l'arc Br 1.

On a vu plus haut que le développement des *poumons* était très variable et assez surprenant ; il atteint son maximum de perfectionnement structural en tant qu'organe respiratoire chez les ANOURES ; de sorte que ceux-ci sont, parmi les Amphibiens, les plus branchialisés à l'état larvaire et les plus pulmonés à l'état adulte.

Chez les URODÈLES les poumons sont histologiquement plus simples que chez les ANOURES ; ils sont, chez les formes aquatiques, constants et plus étendus que chez les terrestres. Ainsi ils sont bien volumineux chez les PÉRENNIBRANCHES qui pourtant gardent chez l'adulte tous ou presque tous les arcs, fentes, branchies. Ils sont au contraire absents chez des SALAMANDRIDÉS tels que *Spelerpes*, *Desmognathus*, *Plethodon* qui sont terrestres, ont la formule arcuale minima, pas de fente, pas de branchie mais, comme on l'a

vu plus haut, une disposition respiratoire spéciale de leur épithélium pharyngien. Ce non-parallélisme, chez les URODÈLES, entre les poumons et l'appareil branchial, vient de ce que les poumons y sont des organes plus hydrostatiques que respiratoires ; on peut supposer que si certains URODÈLES ont perdu leurs poumons, c'est parce qu'ils se sont éloignés de la vie aquatique et que leurs ancêtres ne possédaient que des poumons hydrostatiques.

Resterait cependant à expliquer pourquoi ces poumons hydrostatiques n'ont pas évolué vers la forme purement respiratoire et pourquoi l'organisme a été obligé d'adapter à la respiration son épithélium bucco-pharyngien et cutané.

Des formules précédentes il faut tirer des comparaisons et des conclusions générales :

1° Par rapport aux Poissons, la formule *larvaire* des arcs et des fentes est la plus précieuse à considérer : presque tous les Amphibiens actuels ont gardé 4 arcs branchiaux (Br), certains n'en ont plus que 3. Les SÉLACIENS en avaient 7 ou 6 ou 5 ; les Téléostomes, les Dipneustes 5 ou par exception 4. Nous voyons donc s'accroître lentement la réduction de l'appareil branchial des Vertébrés.

Chez les ANOURES, ces 4 arcs sont holobranchiaux, mais chez les URODÈLES leur rôle de support branchial est presque nul ; à ce point de vue il y a une réduction encore plus grande.

2° Les Amphibiens larvaires, au point de vue branchial, peuvent être classés dans l'ordre de régression croissante :

APODES, URODÈLES en général, ANOURES, certains U. PÉRENNIBRANCHES et un U. SALAMANDRIDÉ.

Chez les adultes, le classement n'a pas la même valeur et est très différent à cause de la réadaptation aquatique de certains. Il est dans l'ordre de régression croissante :

URODÈLES PÉRENNIBRANCHES, U. AMPHIUMIDÉS (sauf un) ; APODES, URODÈLES en général, ANOURES.

D. — CARACTERES DES ARCS CHEZ LES AMPHIBIENS LARVAIRES. — Nous avons dit au début de ce chapitre que l'appareil squelettique viscéral chez les Tétrapodes se disloque ; les arcs les plus caudaux s'évanouissent mais revivent peut-être dans les cartilages laryngo-trachéaux ; les arcs mandibulaires persistent avec le moins de modifications ; l'extrémité dorsale de l'arc hyal s'isole sous forme d'une pièce paraotique ; le reste de l'arc hyal, l'arc Br et les copules forment un tout appelé squelette hyobranchial.

Avant d'étudier ce dernier, disons un mot de l'*arc mandibulaire* (Prbr 2) : chez les Amphibiens il reste formé, comme chez les Poissons de deux parties fondamentales primordiales c'est-à-dire cartilagineuses : le cartilage de Meckel ou mandibulaire articulé avec le cartilage palato-carré ; ce dernier est fortement uni au neurocrâne par son extrémité antérieure ou processus (palatin) sous-ethmoïdal, par un processus (basiptérygoïde) sous-trabéculaire, par un processus (ascendens) latéro-orbitaire, par un processus (otique) latéro-otique ; ces deux cartilages s'ossifient directement en partie mais surtout sont fonctionnellement remplacés par des os dermiques dont la plupart ont leurs équivalents chez les Téléostomes.

Le fait qui nous intéresse est que l'arc hyal a perdu ses importantes fonctions de suspension maxillaire ; il y a désormais *autostylie*.

*
* *

a) DISPOSITION D'ENSEMBLE. — URODÈLES : A part l'arc hyal qui montre encore une attache plus ou moins lâche avec le neurocrâne et qui est en général le plus long de tous, les autres arcs (Br) sont très raccourcis et ont perdu toute relation avec le squelette axial (cela existait déjà pour les arcs les plus caudaux des Téléostomes). Par contre, médio-ventralement, les plus antérieurs sont réunis, comme l'arc hyal, à leurs congénères opposés par une ou deux pièces copulaires ; les plus postérieurs, n'atteignant pas la ligne médiane, s'arcboutent l'un contre l'autre par leurs extrémités ventrales et dorsales. On peut comparer, si l'on veut, la copule à un sternum et les arcs aux côtes et fausses côtes ; le rebord caudal de cet appareil est l'image de celui du plastron sterno-costal (fig. 47).

D'une façon plus précise nous dirons encore : sur une copule plus ou moins segmentée viennent se brancher bilatéralement 3 arcs (Prbr 1, Br 1, Br 2) ou moins fréquemment 2 arcs (Prbr 1, Br 1) et au dernier font suite 2 ou 3 arcs qui n'atteignent pas la copule. Les arcs vont se dégradant d'avant en arrière.

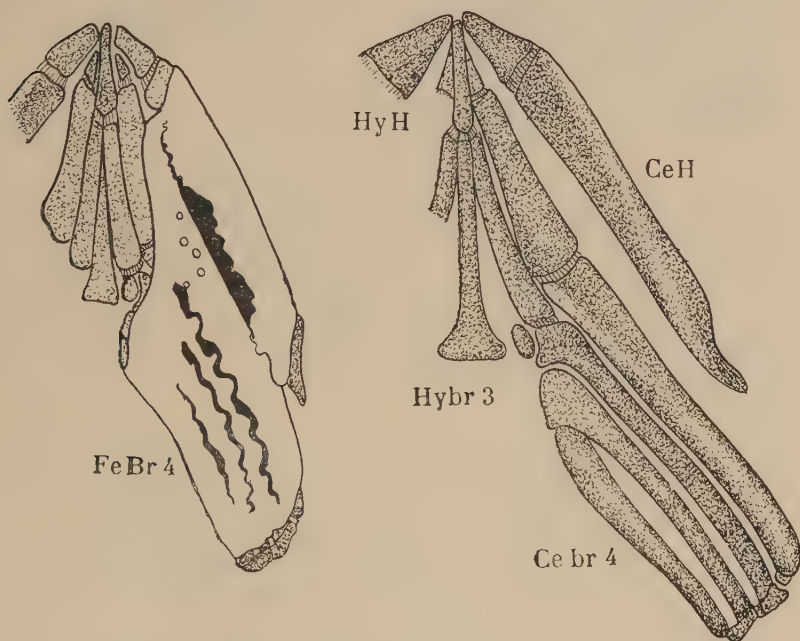


Fig. 44. — Appareil hyobranchial de *Salamandra maculosa*, larvaires, vue ventrale (Drüner).

A gauche, avec le revêtement muqueux et les 4 fentes à bords denticulés.

Chaque arc n'est pas disposé en > aussi nettement que chez les Poissons ; cela tient à leur grande obliquité en arrière et aussi à ce qu'ils sont incomplets. Il ne font que s'incurver légèrement suivant la paroi ventro-latérale du pharynx ; leur ensemble est concave en dedans et en haut. Les quatre derniers (ou plus exactement les 4 cératobranchiaux), toujours unis ligamenteusement ou même chondralement par leurs extrémités dorsales et ventrales, forment un ensemble plus concave que le reste, une sorte d'hémisphère (Dugès, 1834) ou, étant donné les fentes qui les séparent, une

corbeille branchiale. Ces arcs revêtus de leur muqueuse (fig. 44) montrent sur leurs bords craniaux et caudaux de petites *saillies denticulaires* ectodermiques, non squelettiques (1), homodynames des denticules osseuses que nous avons vus chez les Poissons ; ces denticules sont disposées, comme chez ces derniers, alternativement de façon qu'elles s'encastrent quand les arcs se ferment ; elles servent d'appareil filtrant comme chez les Poissons, laissant passer l'eau vers l'extérieur mais retenant les particules alimentaires dans la cavité pharyngienne.

ANOURES. — La description précédente peut s'appliquer aux ANOURES larvaires en ajoutant cependant que l'ensemble de l'appareil est *large*, a des arcs plus transversalement dirigés tandis que chez les URODÈLES il est *étroit, allongé* avec des arcs très obliques en arrière (fig. 45 et 44). Ce sont là des adaptations au mode de construction générale de la région, nous dirons même de l'extrémité céphalique ; nous retrouverons des modalités architecturales semblables dans les autres classes de Vertébrés ; elles existaient également chez les Poissons et sont d'importance secondaire pour notre étude.

La corbeille branchiale des ANOURES est encore plus concave que chez les URODÈLES ; les arcs (Cebr 1 à 4) qui la forment sont intimement unis par leurs extrémités et par des commissures trématiques dorsale (ou distale ou terminale), ventrale ou proximale (fig. 45) : ils sont donc peu mobiles, d'autant que vient s'y ajouter parfois un ou deux petits ponts cartilagineux. Les bords des arcs sont verruqueux, denticulés, mais, semble-t-il, de façon plus irrégulière que chez les URODÈLES (fig. 44).

Chez les ANOURES, il semble qu'il n'y ait que deux arcs copulaires (Prbr 1 et Br 1) ; mais on y a aussi supposé Br 2.

APODES. — Chez les larves d'APODES, l'image n'est pas la même que chez les URODÈLES ; la disposition des arcs est plus primitive, plus régulière ; il n'y a pas cet aspect de corbeille branchiale (fig. 46).

*
* *

(1) Ces denticules sont squelettiques chez les STÉGOCÉPHALES (*Branchiosaurus*, *Batrachosaurus*).

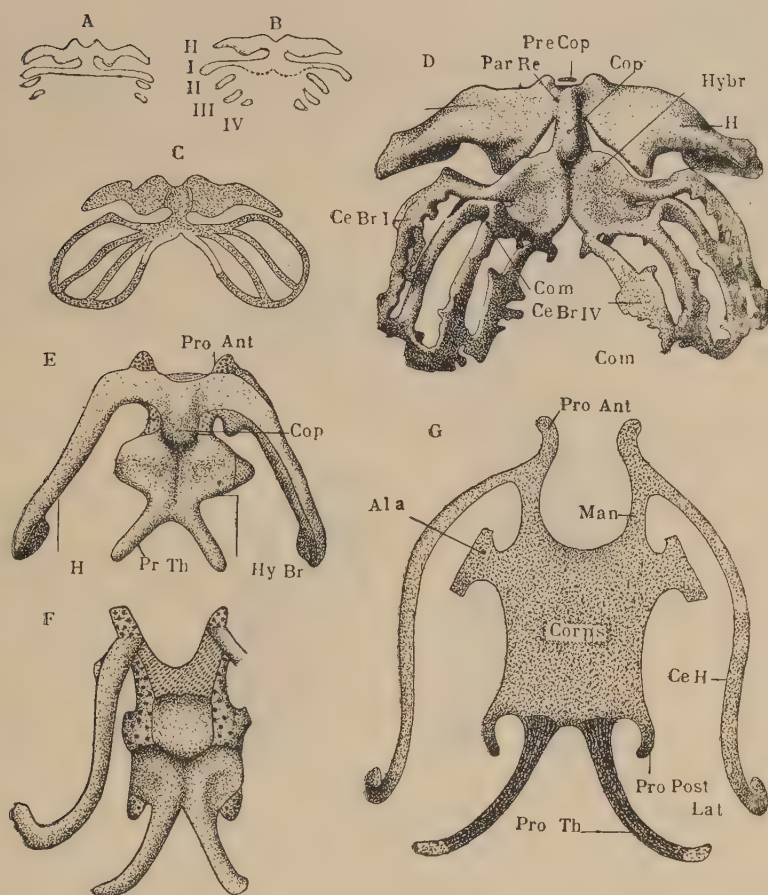


Fig. 45. — Développement de l'appareil hyobranchial chez *Rana fusca* (Vues ventrales).

- A. — Larve, 9 mm., procartilage.
 B. — Larve 10 mm., procartilage.
 C. — Larve 12 mm., cartilage en gris (A, B, C, d'après Stöhr).
 D. — Têtard, 29 mm., cartilage. Com : commissure ventrale et dorsale des Cebr. Par Re : pars reuniens ou homéocontinuité entre Prbr 1 et copule.
 E. — Peu avant métamorphose. En gros pointillé : néoformations ; en strié : résorption.
 F. — Fin de métamorphose (queue disparue), 15 mm.
 G. — Jeune grenouille de 20 mm. Proc. Thr. en grande partie ossifiés (D à F, d'après Gaupp).

b) PIÈCES ARCUALES. — Une division nette d'un arc viscéral en 4 pièces typiques, comme cela a été décrit (mais souvent avec quelques restrictions) chez les Poissons, ne se retrouve plus chez les Amphibiens. On ne trouve pas plus de deux pièces (arc hyal mis à part).

La désignation de celles-ci a été sujette à discussion que nous résumerons ainsi :

1° Les arcs s'étant réduits dorsalement, on peut admettre que leurs pièces les plus dorsales ont disparu et on peut interpréter celles qui persistent comme Hybr et Cebr (sans compter la région

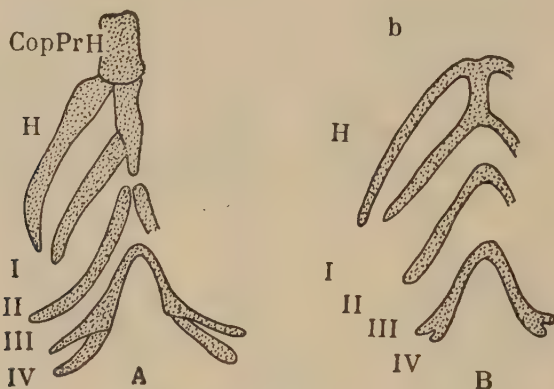


Fig. 46. — Appareil hyobranchial d'*Ichthyophrys glutinosus*, d'après P. et F. Sarasin.

A : Larve ; B : Adulte ; vues ventrales. — Nous appelons Bah la copule 1, le Babr 1 de la plupart des auteurs.

copulaire). C'est ainsi que font Gaupp et la majorité des auteurs (Wilder, Drüner, etc.) et nous les suivrons parce que c'est la supposition la plus simple.

2° Mais on peut raisonner autrement et dire que ces deux pièces sont Cebr et Eubr parce que c'étaient les plus importantes et les plus constantes chez les Poissons. Ces désignations sont employées par Huxley, Wiedersheim (1877), Davison (1895), L. Smith (1920), etc.

3° On peut, il est vrai, soutenir une autre opinion ; dire que ces pièces sont le résultat d'une subdivision d'un arc primitivement homocontinu, consécutive de l'action de nouveaux facteurs méca-

riques, et partant elles ne seraient pas homologues de celles des Poissons.

C'est une question insoluble encore en l'état actuel de nos connaissances ; nous nous la reposerons à propos des Reptiles et des Mammifères ; et la réponse n'en sera que plus difficile à mesure

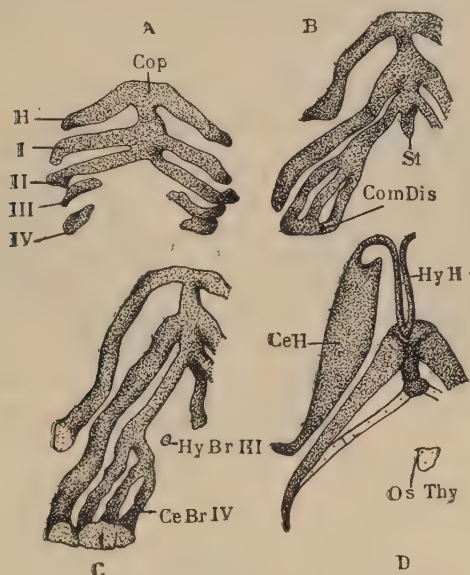


Fig. 47. — Appareil hyobranchial chez *Hynobius nébulosus* d'après Tsusaki.

A : larve, 11 mm. 5, vue ventrale : cartilage. — B : larve, 13 mm., vue dorsale : dédoublement partiel dorsal et ventral de la partie postérieure de la copule. — C : larve, 19 mm., vue dorsale. — D : adulte, 100 mm., le copulostyle a disparu mais laisse un os thyroïdeum. Hyd filiforme s'unit de façon homocontinue avec celui du côté opposé et par le moyen d'un ligament avec la copule. Os en clair.

que nous nous éloignerons davantage des Amphibiens, si proches encore des Poissons. Ici, pour homologuer, on se base principalement sur la similitude de position et sur ce fait que, lorsqu'une pièce est rudimentaire, surtout quand elle est unilatérale, on serait très embarrassé de lui donner une autre explication que celle de persistance d'une disposition ancestrale (Hybr 3 par exemple, fig. 47).

Ajoutons que souvent les arcs ne sont pas subdivisés et restent tels que ; ou bien, continus chez la larve, ils se segmentent à la métamorphose ; ou bien, d'abord subdivisés, deviennent en défini-

tive indivis. Gaupp (1905) trouve des nuances dans la subdivision : il dit « homocontinuité » quand elle n'existe pas du tout ; « homéocontinuité » quand elle n'est qu'ébauchée, et ne se décelle à l'analyse histologique que par l'aspect plus jeune du cartilage, ce qui donne à la pièce une certaine souplesse, « hétérocontinuité » quand elle est nette (syndesmoses, diarthroses). Nous reviendrons par des exemples sur ces dispositions et leur interprétation.

APODES LARVAIRES : Les APODES sont assez divergents ; ils ont à la fois des caractères branchiaux moins régressés ou plus régressés comparativement aux URODÈLES et ANOURES ; ce sont les suivants (fig. 46) :

a) Plus primitifs : *Prbr 1* et trois arcs *Br* atteignent la ligne médiane ; tous les arcs ne convergent pas les uns vers les autres mais sont disposés *parallèlement* les uns derrière les autres ;

b) Plus évolués : l'arc *Br 4* est extrêmement atrophié, plus que chez la plupart des URODÈLES et ANOURES ; aucun arc n'est subdivisé. (Malgré cette absence de segmentation, leur formule constitutive peut se supposer, d'après *Ichthyophis glutinosus* (P. et F. Sarasin, Gaupp, 1904) :

Arc <i>Prbr 1</i>	— Hyh	+ Ceh
» <i>Br 1</i>	— Hybr 1	+ Cebr 1
» <i>Br 2</i>	— Hybr 2	+ Cebr 2
» <i>Br 3</i>	+ Hybr 3	+ Cebr 3
» <i>Br 4</i>		— Cebr 4 (1)

URODÈLES LARVAIRES : La formule arcuale postmandibulaire la plus fréquente est (chez *Triton toeniatus*, par exemple (Stöhr, 1879 ; Wiedersheim, 1877 ; Gaupp, 1905) fig. 48) :

Arc <i>Prbr 1</i>	— Hyh	— Ceh
» <i>Br 1</i>	+ Hybr 1	— Cebr 1 +
» <i>Br 2</i>	— Hybr 2	— Cebr 2 +
» <i>Br 3</i>		— Cebr 3 +
» <i>Br 4</i>		— Cebr 4 +

(1) Le signe + indique l'homocontinuité, c'est-à-dire la continuité absolue, avec la pièce précédente ou la cupule ; le signe — l'hétérocontinuité.

Le signe + suivant la dernière pièce de l'arc indique l'homocontinuité distale, très nette chez le *Triton* (fig. 48) ; le signe ± veut dire homéocontinuité ou encore continuité douteuse ou variable (fig. 50), pouvant tenir au stade considéré.

3 arcs sont *copulaires* (Hyh, Hybr 1, Hybr 2), c'est-à-dire sont *homo* ou *hétérocontinus* avec la copule.

Dans la formule précédente, Hybr 1 est précédé du signe +, cela veut dire *homocontinuité* avec la copule ; lorsque ce signe est entre les deux pièces d'un arc, cela signifie que celui-ci est d'un seul morceau et que les pièces Hyh+Ceh ou bien Hybr+Cebr

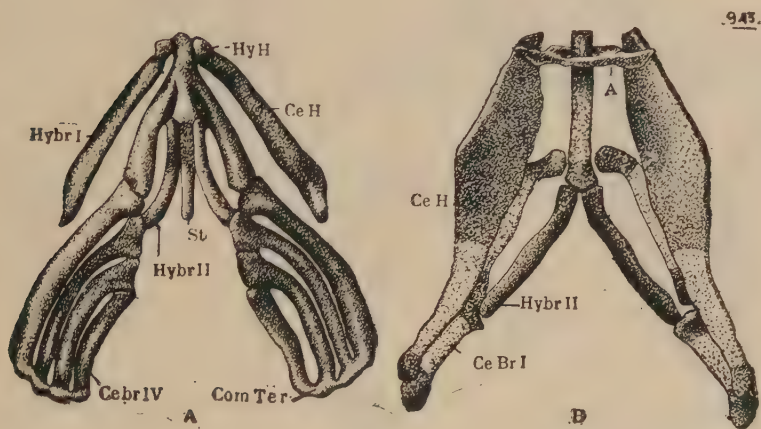


Fig. 48. — Appareil hyobranchial de *Triton taeniatus* sp. (Gaupp)
(Vues dorsales).

A. — Larve, 20 mm., cartilage ; copule *homocontinue* mais partiellement dédoublée (ventrale et dorsale). Les quatre Cebr forment la corbeille branchiale.

B. — Adulte, 34 m/m. Disparition des Hyh et formation du cartilage en anse (A). Grand développement des Ceh. Résorption du copulostyle. En clair, l'os.

y sont supposées. Chez la larve d'*Hynobius* aucun arc n'est d'abord subdivisé suivant Tsusaki (1922) (fig. 47) et là pourtant il n'est aucun doute que la composition arcuale soit virtuellement la même que chez *Triton* (fig. 48) ; on ne peut nier par exemple qu'il n'y ait 4 Cebr ; deux de ceux-ci naissent d'ailleurs indépendants aux stades jeunes (fig. 47). Ajoutons que les auteurs sont loin d'être du même avis sur l'*homo* ou l'*hétérocontinuité* des pièces arcuales d'un même animal (comparez par exemple les figures de Tsusaki (1922) avec celles d'Edgeworth (1923) pour *Hynobius*).

Rappelons que chez les Dipneustes, dont le squelette branchial est très régressé, la subdivision arcuale s'efface (faible chez *Pro-*

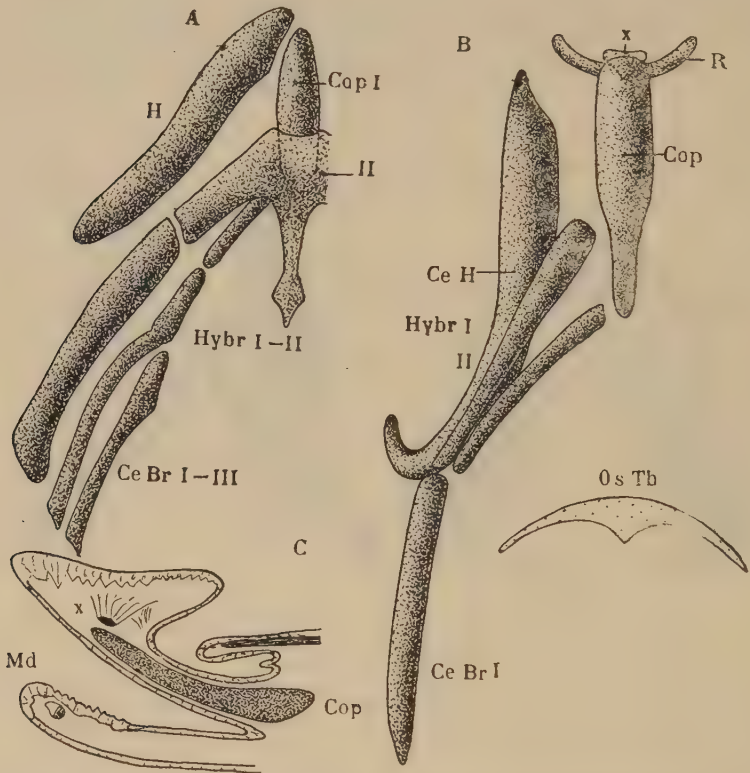


Fig. 49. — Appareil hyobranchial de *Spelerpes bislinéatus*, d'après Smith, vue ventrale

A : Larve. — B : Adulte. — C : Coupe sagitto-médiane de la langue adulte.

Chez la larve, d'après cet auteur, l'arc Prbr 1 ne semble pas posséder d'Hyh, d'où l'auteur conclut que chez l'adulte le Radius antérieur R a) est une néoformation. La pièce X, que l'on retrouve dans la section de la langue au-dessus de la copule, rappelle la partie médiane du cartilage en anse de Triton. Chez l'adulte énorme allongement de Br 1 en rapport avec l'extrême protractilité de la langue.

topterus, nulle chez *Lepidosiren*) ; l'arc branchial revient à son à son état insegmenté primitif. On pourrait alors nous reprocher de vouloir quand même y introduire une subdivision ; en mar-

quant par exemple Hyh + Ceh au lieu de formuler simplement arc Prbr 1. Si nous agissons ainsi c'est d'abord pour pouvoir comparer, c'est aussi parce que nous pensons que, ancestralement, cet arc a été constitué par ces deux pièces. Nous en sommes persuadés quand nous voyons un auteur aussi autorisé que Drüner (1904) constater chez un *Cryptobranchus japonicus* l'arc Br 1 indivis à droite et subdivisé (Hybr — Cebr) à gauche.

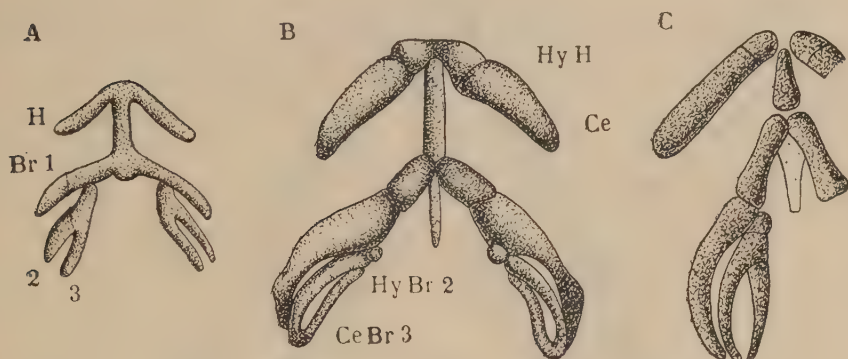


Fig. 50. — Appareil hyobranchial de *Necturus* (A. et B. Platt) C. Huxley.

I : Larve de 15 millimètres, vue ventrale, procartilage. — II : Larve de 19 millimètres, vue ventrale, précartilagineux ; ce stade rappelle l'état définitif à l'exception du copulo-style, qui s'ossifie. — III : Larve adulte, vue ventrale ; os en clair. A noter que l'appareil larvaire ou adulte de *Necturus* est plus réduit que celui des Salamandres larvaires (fig.). Les Pérennibranches conservent chez l'adulte un appareil semblable à celui de la larve.

A la formule précédente (*Triton*), il y a d'autres exceptions que celles qui tiennent à l'homo et hétérocontinuité des pièces arcuales les unes avec les autres et des arcs avec la copule. Voici les principales :

1° Pas de Cebr 4 (*Spelerpes bislineatus*, Smith L., 1920) :

Arc Prbr 1	— Hyh (?) + Ceh
» Br 1	+ Hybr 1 — Cebr 1
» Br 2	— Hybr 2 — Cebr 2
» Br 3	— Cebr 3

La présence virtuelle d'un Hyh est supposée par nous mais reste douteuse (ainsi qu'il a été dit plus haut, Smith emploie pour la désignation des pièces une autre terminologie (Ceh, Cebr, Epbr) que nous avons rejetée). *Spelerpes* est un SALAMANDRIDÉ.

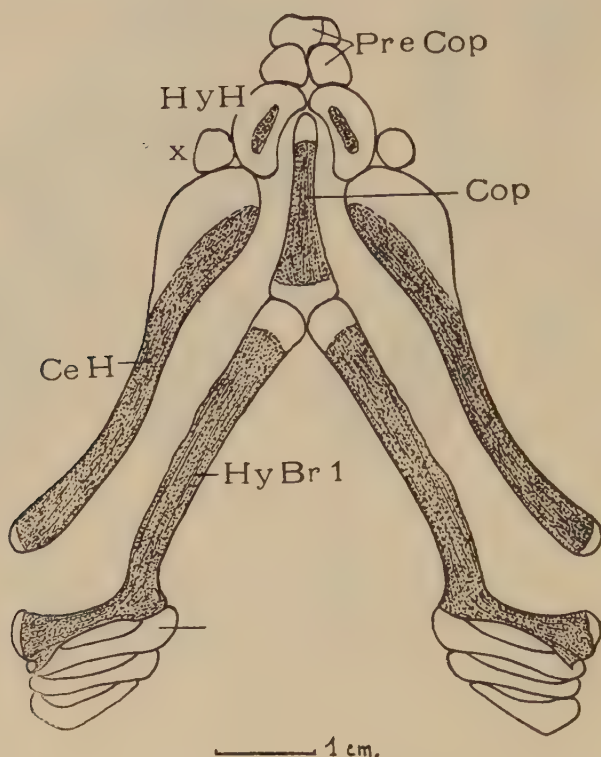


Fig. 51. — Appareil hyobranchial d'*Amphiuma means* Garden adulte

En clair le cartilage, en foncé l'os : Devant Hyh, quatre modules cartilagineux ; sur le côté nodule x. Vue ventrale, méthode de Spalteholz.

2° Pas de Cebr 4 ; Hybr 2 atrophié ; seulement deux arcs copulaires (*Necturus*, Platt, 1897 ; *Proteus*, Gaupp, 1905) :

Arcs	<i>Necturus</i> (fig. 50)	<i>Proteus</i>
Prbr 1	— Hyh — Ceh	— Hyh (?) — Ceh

Br 1	— Hybr 1 — Cebr 1 $\pm$	— Hybr 1 — Cebr 1
Br 2	— Hybr 2 — Cebr 2 $\pm$	— Hybr 2 — Cebr 2
Br 3	— Cebr 3 —	— Cebr 3

Necturus et *Proteus* sont des PÉRENNIBRANCHES (PROTÉIDÉS) ; d'autres, comme *Siren lacertina* (SIRÉNIDÉS), possèdent 4 arcs et ont probablement la même formule que *Triton*.

Les formules précédentes représentent (1° et 2°) le *summum de régression arcuale* chez les URODÈLES larvaires (étudiés).

3° *Cebr 4* existe mais pas de *Hybr 2* ; seulement 2 arcs copulaires (*Amphiuma means*, Hay, 1890) (fig. 51) :

Amphiuma means (Garden)

Arc	Prbr 1	— Hyh	— Ceh
»	Br 1	— Hybr 1 +	Cebr 1
»	Br 2		— Cebr 2
»	Br 3		— Cebr 3
»	Br 4		— Cebr 4

4° *Cebr 4* ; *Hybr 2* ; *Hybr 3* atrophié ; 3 arcs copulaires (*Hynobius nebulosus*, Tsusaki, 1922 ; Edgeworth, 1923 ; *Salamandra maculosa*, Drüner, 1901-1904 ; Kallius, 1901 ; *Onychodactylus*, Okajima, 1922 ; *Menopoma alleghanensis*, Drüner, 1904 ; Edgeworth, 1923 ; *Megalobatrachus japonicus*, Fukuda, 1930) :

Arcs	<i>Hynobius nebulosus</i> (fig. 47)	<i>Salamandra maculosa</i> (fig. 44)
Prbr 1	+ Hyh + Ceh	— Hyh — Ceh
Br 1	+ Hybr 1 + Cebr 1	— Hybr 1 — Cebr 1
Br 2	$\pm$ Hybr 2 + Cebr 2	+ Hybr 2 — Cebr 2
Br 3	(Hybr 3) (1) + Cebr 3 $\pm$	(Hybr 3) (1) — Cebr 3
Br 4	+ Cebr 4	— Cebr 4

(1) Hbr 3 entre parenthèse étant une pièce complètement détachée de l'ensemble de l'appareil. Cebr 3 et 4 étant homocontinus avec Cebr 2 et Hybr. 2.

Arcs	<i>Onychodactylus</i>		<i>Menopoma</i>	
Prbr 1	— Hyh	— Ceh	— Hyh	— Ceh
Br 1	— Hybr 1	— Cebr 1	— Hybr 1 ± Cebr 1	
Br 2	— Hybr 2	— Cebr 2	— Hybr 2	— Cebr 2
Br 3	Hybr 3	— Cebr 3	Hybr 3	— Cebr 3
Br 4		Cebr 4	Hybr 4	— Cebr 4

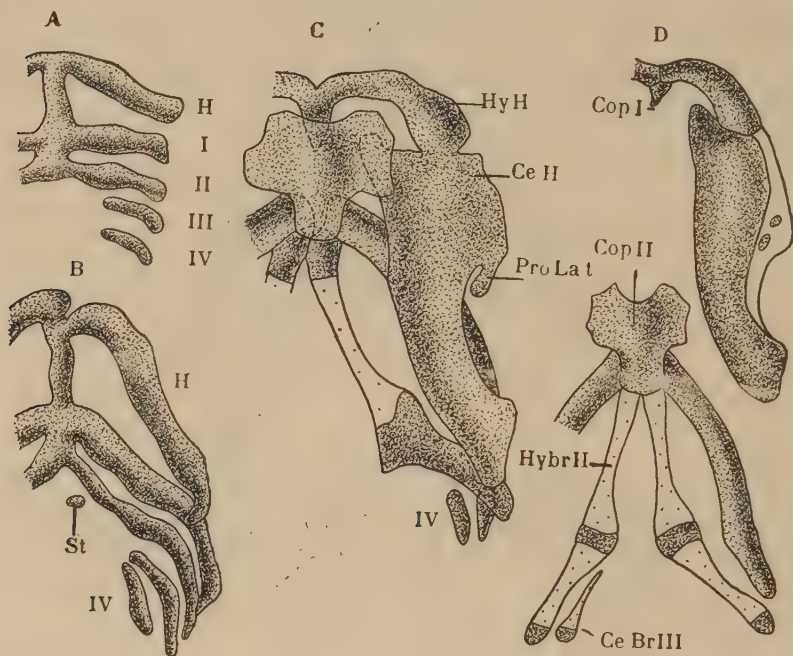


Fig. 52. — Appareil hyobranchial chez *Megalobatrachus japonicus*, d'après Fukuda.

A : larve de 20 mm., cartilage. — B : larve de 30 mm., trace nodulaire de copulostyle. — C : larve au moment de la métamorphose (179 mm.), la Ceh montre un processus latéral externe transitoire et un processus latéral interne, Hybr II est déjà ossifié. — D : adulte, 480 mm. accentuation de la disjonction de l'arc hyal. Cebr III persiste du côté droit et s'ossifie.

La formule de *Megalobatrachus* (fig. 52) est semblable à celle d'*Hynobius*, l'Hybr 3 manque ; on trouve toutefois un nodule cartilagineux transitoire que Fukuda assimile à un vestige de copulostyle. Cela peut tenir aussi au stade considéré plus qu'à des variations réelles et à des erreurs.

Chez *Salamandra maculosa*, Hybr 3 est anormal et unilatéral (Kallius). Chez *Menopoma*, Hybr 4 est exceptionnel et signalé seulement bilatéralement par Drüner (1904) ; Hybr 3 semble également inconstant (Wilder, Gaupp, 1905 ; Edgeworth, 1923). Ces

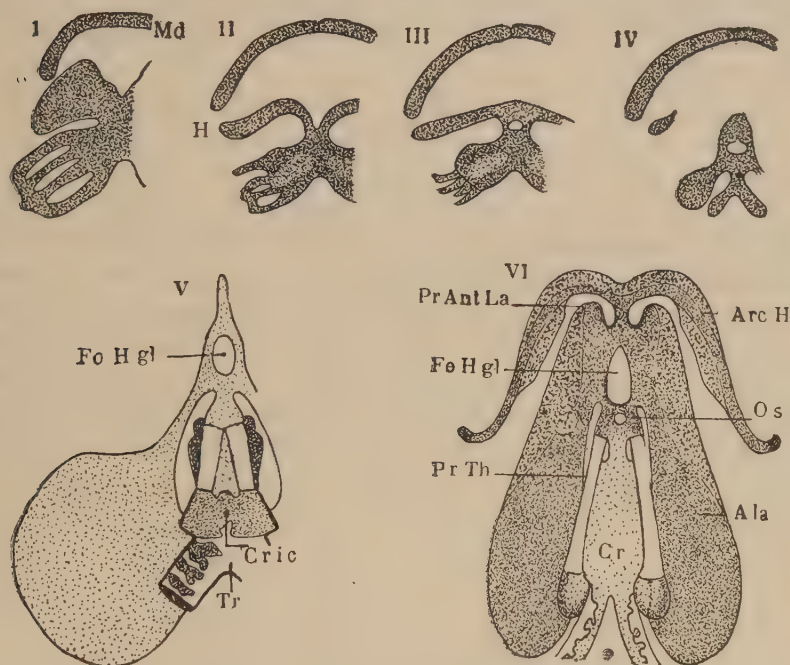


Fig. 53. — Appareil hyobranchial chez *Pipa americana* et *Xenopus laevis* (Ridewood).

I à V : développement chez *Pipa* ; vues dorsales. — II à IV : stades de la métamorphose ; Md : mandibule ; foramen hyoglosse ; division de la plaque Hybr ; atrophie de l'arc hyal. — V : *Pipa* adulte femelle ; vue ventrale. Plaque Hybr attachée à la copule par un mince pédicule. Bronches et trachée. Cartilage cricoïde fusionné avec proc. thy. osseux. For. hyoglosse (Fo. Hgl). Disparition de l'arc hyal. — VI : *Xenopus laevis*, adulte, femelle, vue ventrale. Fusion du larynx avec appareil branchial. Centre osseux médian copulaire. Proc. Thy. ossifiés.

anomalies (et l'on en observerait sans doute bien d'autres si l'on analysait systématiquement un grand nombre d'individus) nous montrent l'instabilité morphologique de l'appareil hyobranchial. On ne peut les interpréter que comme des reliquats ancestraux.

Ces formules et surtout celles de *Menopoma*, de *Salamandra*, représentent le *minimum de régression chez les Amphibiens larvaires*.

ANOURES LARVAIRES : Bien que la formule arcuale numérique soit la même que chez les URODÈLES, il n'y a pas dans chaque arc de subdivision nette. Toutes les parties de l'appareil *semblent* continues entre elles.

Chez les larves d'ANOURES (fig. 45) homéo et homocontinuité se rencontrent seuls : il y a par exemple homéocontinuité entre l'arc hyal et la copule ; en arrière de l'arc hyal une seule pièce se fixe à la copule par homéocontinuité ; on l'appelle *plaque hyobranchiale* ; aucune subdivision ne se manifeste en elle durant le développement, de sorte qu'il est difficile d'y supposer Hybr 1 et Hybr 2 (des URODÈLES) confondus. Stöhr (1881), qui a étudié son développement chez *Rana*, la considère comme un Hybr 1 secondairement élargi. Sur elle se branchent 4 Cebr (1 à 4) qui sont homéocontinus avec elle (Gaupp, 1893, 1905). En indiquant par le signe + l'homocontinuité et par le signe — l'homéocontinuité, nous aurons la formule constitutive (*Rana* (fig. 45), Gaupp, 1893 ; *Pipa* (fig. 53), Ridewood, 1898 ; Gaupp, 1905) :

Arc Prbr 1	± Hyh + Ceh (+ Pq)
» Br 1	± Hybr 1 + Cebr 1 +
» Br 2	+ Cebr 2 +
» Br 3	+ Cebr 3 +
» Br 4	+ Cebr 4

Il y aurait donc peut-être une plus grande réduction arcuale chez les URODÈLES que chez les ANOURES. Mais la grosse différence c'est la presque totale *disparition des subdivisions arcuales*. L'homéocontinuité est un stade vers l'homocontinuité. Pour accentuer encore cette union de toutes les parties de la corbeille hyobranchiale des ANOURES, notons la formation d'une soudure entre les extrémités dorsales des Cebr ; c'est ce qu'on appelle *commissura terminalis* (fig. 45 et 53) ; on l'observe aussi d'une façon plus (fig. 48) ou moins (fig. 51) complète chez les URODÈLES larvaires ; ce n'est qu'une disposition secondaire remédiant sans doute au

raccourcissement des derniers arcs ; on en voyait déjà l'ébauche entre les derniers arcs Br, les plus atrophiés, des Poissons (fig. 23 et 34).

La constitution des arcs est à peu près la même chez tous les ANOURES, *Aglosses* y compris, avec cette légère différence que chez ces derniers (*Pipa*, par exemple) tout le squelette hyobranchial est homocontinu (Gaupp, 1905).

*
* *

E. — COPULE CHEZ LES AMPHIBIENS LARVAIRES. —

Nous désignons par *copule* tout le squelette médian branchial ; nous appellerons *corps* (Gaupp, 1905) ou copule principale, la portion (subdivisée ou non) sur laquelle s'appuient les arcs (en général Prbr 1, Br 1, Br 2) ; *processus lingual*, ce qui le prolonge en avant des arcs ; *copulostyle*, ce qui le prolonge en arrière des derniers hypobranchiaux, ce sont là des éléments principaux mais susceptibles de variations :

APODES LARVAIRES. — Chez *Ichthyophis glutinosus* (fig. 46) la copule est formée de 3 parties :

a) Une antérieure, hétérocontinue avec le reste, *préhyale*, que les auteurs (Gaupp, 1905) nomment basihyal ; ce terme ne nous semble pas juste étant donnée la situation ; c'est pour nous l'équivalent topographique du processus lingual des Poissons et des Reptiles et, vu son indépendance, nous trouverions plus exact de le considérer comme dérivé du blastème interhyo-mandibulaire ; basi-lingual serait peut-être un nom plus prudent. Cette pièce, de même qu'un processus lingual, ne se retrouve chez aucun URODÈLE sauf *Amphiuma* ; mais elle est peut-être à rapprocher du petit cartilage précopulaire des ANOURES larvaires.

b) Un *corps*, situé, comme chez les URODÈLES, entre les arcs Prbr 1 et Br 2, mais n'atteignant qu'à peine Br 2, représentant sans doute Bah + Babr 1 homocontinus ; certains auteurs disent Babr 1 et Babr 2, mais si l'on place théoriquement (Gegenbaur) les basibranchiaux entre les arcs et au-dessous d'eux, nous ne comprenons pas ces dénominations.

c) En arrière du corps, il y a interruption de la copule, *pas de copulostyle*, mais plus loin les arcs Br 3 sont homocontinus entre eux.

URODÈLES LARVAIRES. — a) Il n'y a pas de *processus lingual* sauf cependant chez *Amphiuma means* (fig. 51), qui montre, à notre avis, des formations équivalentes ; ce sont des nodules cartilagineux, en nombre variable, situés au-devant des extrémités des hypohyaux médianement l'une contre l'autre ; ils ont été observés par Wiedersheim (1877) et plus ou moins vaguement notés par Fischer, Hay (1890), Davison (1895) chez la larve et l'adulte d'*Amphiuma tridactylum*. Nous les avons dessinés chez un *adulte* (1 mètre de longueur corporelle) ; ce sont deux paires de nodules préhyaux ; Hay, Davison, Gaupp (1905) en font les restes d'un basihyal, appelant Babr 1 la pièce copulaire principale ; pour nous, la copule d'*Amphiuma* est constituée de deux parties :

1° Des 4 noyaux préhyaux qui sont homologues d'un processus lingual ou de la pièce antérieure d'*Ichthyophis* ;

2° La copule principale ou Bah.

b) Le *corps* chez les URODÈLES est le plus souvent compris entre les arcs Prbr 1 et Br 2 et répond donc à deux basibranchiaux (Bah + Babr 1) confondus (ceux-ci ne se montrent jamais séparés au cours du développement, Stöhr, 1879 ; Kallius, 1901 ; Gaupp, 1905). Cette disposition s'observe chez *Triton* (fig. 48), *Salamandra* (fig. 44), *Megalobatrachus* (fig. 52), *Spelerpes* (fig. 49), *Hynobius* (fig. 47), etc. Chez beaucoup de SALAMANDRIDÉS (*Triton*, *Salamandra*, *Hynobius*, *Amblystoma*, etc.) le corps copulaire larvaire est en partie *dédoublé* en une portion ventrale où aboutissent les arcs Br 1 et qui se continue caudalement par le copulostyle, et une portion dorsale sur laquelle se fixent les arcs Br 2 (fig. 48, 49 et 52).

A cause de ce dédoublement et de ces rapports, Stöhr considérait la portion ventrale comme Babr 1 et la dorsale comme Babr 2. Mais ce dédoublement est loin d'être constant et lorsqu'il n'existe pas, les arcs en question ne se superposent pas mais se suivent régulièrement comme chez les Poissons.

(Cette image nous fait aussi penser à la dénivellation qui existe chez beaucoup de Mammifères entre le sternum et son appendice xyphoïde ; il est possible qu'il y ait, à l'origine de ces deux cas, un mécanisme formateur semblable.)

Chez les quelques espèces où les arcs Br 2 n'atteignent pas la ligne médiane, la copule ne s'étend qu'entre les arcs Prbr 1 et Br 1 et n'a sans doute que la valeur d'un Bah (*Necturus*, fig. 50).

c) Le *copulostyle* peut manquer (*Amphiuma*), mais est en général bien développé (*Triton toeniatus* (fig. 48), *Hynobius nebulosus* (fig. 47), *Spelerpes* (fig. 49), etc.) ; il est rarement *hétérocontinu* avec le corps (*Siren lacertina*, *Necturus*, fig. 50) ; il est parfois réduit à un *nodule rétrocopulaire* libre (*Mégalobatrachus*, fig. 52) ; souvent son extrémité caudale se bifurque, s'élargit en plaque triangulaire, constituant le *processus thyreoïdeus*, situé ventralement à l'aditus laryngo-trachéal. Il est difficile de dire si c'est une néoformation ou si, dans la bifidité de ce processus, il y a un rudiment de Hybr 4 (*Salamandra maculosa*, *Amblystoma mavorticum*, *Spelerpes*, *bilineatus*, *Necturus*, *Proteus*, etc.) (fig. 44 et 49).

Pour J. Platt (1897), qui a analysé avec soin (chez *Necturus*) l'origine des cellules mésenchymateuses qui vont former le squelette viscéral céphalique et a distingué à ces cellules deux origines (méséctoderme et mésentoderme), tout l'appareil serait d'origine méséctodermique, sauf le copulostyle qui dériverait du mésentoderme prépericardique. Platt en déduit qu'on ne peut voir dans le copulostyle un ou plusieurs Babr mais que celui-ci doit être une néoformation. La conception générale de Platt reste discutable (Brachet, 1921).

ANOURES LARVAIRES. — La copule est en général longue et nette chez les URODÈLES ; ici elle est *courte* et difficile à analyser. On peut cependant lui distinguer trois parties :

a) Un *petit cartilage antérieur*, libre, précopulaire (fig. 45 D), répondant peut-être au processus lingual des Poissons, à la partie préhyale de la copule d'*Ichthyophis* ou bien à un reliquat du cartilage en anse de certains URODÈLES (?) (Gaupp, 1905), ou bien n'est-ce pas plutôt la simple conséquence d'une imparfaite régression de la partie antérieure du corps copulaire (régression qui s'accroît à la métamorphose par suite de la formation d'une profonde concavité du bord antérieur de la copule : sinus hyoglosse (pour le passage du muscle hyoglosse) ; ce cartilage est plus développé chez les *Discoglossidés* (*Alytes obstetricans*, *Bombinator*, *Discoglossus*) que chez les *Ranidés* (*Rana*) (Kallius, 1901 ; Gaupp, 1893, 1905) ; il peut manquer (*Pipa*, etc.) et seul persiste alors le ligament transversal (interhyal) dans lequel il est inclus.

b) Un corps situé entre les arcs Prbr 1 et entre ceux-ci et les plaques hypobranchiales.

c) Parfois (*Rana*) un petit style non saillant en arrière des plaques sus-dites mais situé ventralement à elles (fig. 45 D et E).

*
**

F. — METAMORPHOSES ARCUALES ET COPULAIRES.

— A la métamorphose, c'est-à-dire vers la fin de la vie larvaire et dans le début de la nouvelle vie, des modifications, le plus souvent extrêmement profondes et bien démonstratives du rapide pouvoir d'évolution d'un organisme, vont bouleverser l'appareil hyobranchial. Mais ces modifications ont des degrés divers de telle sorte qu'il y aura plus de divergences entre les Amphibiens adultes qu'entre les larvaires. Les processus dominants sont ceux de destruction, résorption des pièces arcuales et de parties copulaires. Mais interviendront aussi des processus constructifs ; néoformations, extensions, par adaptation.

APODES ADULTES. — Les APODES abandonnent la vie aquatique mais sont cependant, parmi les Amphibiens devenus terrestres, ceux dont le squelette hyobranchial se modifie le moins.

1° Arcs. — Chez *Ichthyophis glutinosus* les changements sont presque nuls ; les arcs gardent leur uniformité, restent non-subdivisés, deviennent homocontinus avec la copule ou entre eux (fig. 46). La formule arcuale est à peu près la même que chez la larve :

Ichthyophis glutinosus

Arc Prbr 1	+ Hyh	+ Ceh
» Br 1	+ Hybr 1	+ Cebr 1
» Br 2	Hybr 2	+ Cebr 2
» Br 3	Hybr 3	+ Cebr 3
» Br 4		+ Cebr 4

2° *Copule*. — La pièce antérieure préhyale disparaît, ainsi que le portion postérieure (Babr 1) du corps ; il ne reste qu'une bande étroite (Bah) entre Prbr 1 et Br 1.

URODÈLES ADULTES. — Les changements sont très variés mais dépendent surtout du nouveau mode de vie de l'animal. Ils sont les plus minimes chez ceux qui gardent la vie aquatique (qui s'y réadaptent) et qui surtout gardent leurs branchies. Ils ne sont nullement en rapport avec le degré de développement des poumons ainsi qu'il a été déjà dit.

1° ARCS :

Phénomènes de réduction :

a) Les formules arcuales larvaires (p. 146) persistent chez l'adulte de tous les *Pérennibranches* (*Necturus*, *Proteus*, *Siren*) et *Amphiumidés* (*Amphiuma*, *Ménopoma*, *Cryptobranchus japonicus*), animaux qui demeurent essentiellement aquatiques.

Mais dans leur vie larvaire ces animaux ont un appareil hyobranchial plus ou moins complet ; bien que ne variant pas, ils peuvent donc être diversement constitués à l'état adulte.

Voici les formules arcuales maximum et minimum :

Arcs	<i>Siren lacertina</i>	<i>Necturus</i>	<i>Cryptobranchus jap.</i>
Prbr 1	Hyh + Ceh	Hyh — Ceh	Hyh + Ceh
Br 1	Hybr 1 — Cebr 1	Hybr 1 — Cebr 1 +	Hybr 1 — Cebr 1
Br 2	Hybr 2 — Cebr 2 —	Hybr 2 — Cebr 2 +	Hybr 2 — Cebr 2
Br 3	Cebr 3 —	— Cebr 3	
Br 4	Cebr 4		

Deux arcs (Hyh, Hybr 1) ou trois arcs (Hyh, Hybr 1, Hybr 2) sont copulaires.

b) Chez les *Salamandridés* (amphibies ou purement terrestres) il y a disparition de Cebr 4 (*Megalobatrachus japon*), ou bien

de Cebr 3 et Cebr 4 (*Amblystoma mav.* (fig. 54), *Triton*, *Hynobius*), ou bien de Cebr 2 et Cebr 3 (*Spelerpes*) ou bien de Hybr 3, Cebr 2, Cebr 3, Cebr 4 (*Salamandra maculosa*). Mais il ne faut pas oublier que, comme dans le cas précédent (a), la formule arcuale définitive dépend et de l'étendue de l'appareil hyobranchial chez la larve et du degré de processus de réduction à la métamorphose. D'après les exemples que nous venons de citer, c'est chez *Salamandra* que ces processus peuvent être les plus marqués (fig. 154).

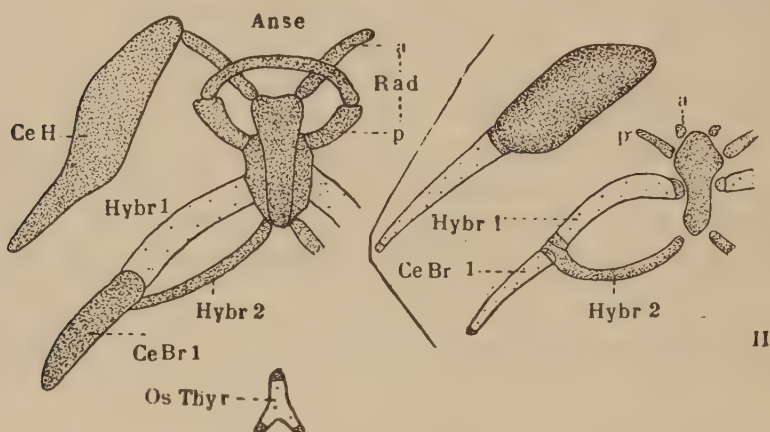


Fig. 54. — Appareil hyobranchial chez *Amblystoma mavorticum* (Drüner) (Vue dorsale). Les radii antér. représentent Hyh.

— Cartilage en anse. — Os en clair.

— Appareil hyobranchial de *Tylotriton verrucosus* adulte (Riese).

Radii ant. (Hyh) très atrophiés; radii post. Disjonction de l'arc hyal.

Pour compléter les tableaux précédents, nous donnerons les formules suivantes chez l'adulte (fig. 47, 48, 49, 52, 54, 56) :

Arcs	<i>Megalobatrachus japonicus</i>	<i>Hynobius nebulosus</i>
Prbr 1	— Hyh — Ceh	— Hyh + Ceh
Br 1	— Hybr 1 + Cebr 1	— Hybr 1 + Cebr 1
Br 2	— Hybr 2 — Cebr 2	— Hybr 2 — Cebr 2
Br 3	— Cebr 3	

Arcs	<i>Spelerpes bisl.</i>	<i>Amblystoma m.</i>	<i>Triton t.</i>	<i>Salamandra m.</i>
Prbr 1	Hyh (?) — Ceh	Hyh — Ceh	Hyh — Ceh	Hyh — Ceh
Br 1	Hybr 1 — Cebr 1	Hybr 1 — Cebr 1	Hybr 1 — Cebr 1 —	Hybr 1 + Cebr 1 +
Br 2	Hybr 2 —	Hybr 2	Hybr 2	Hybr 2

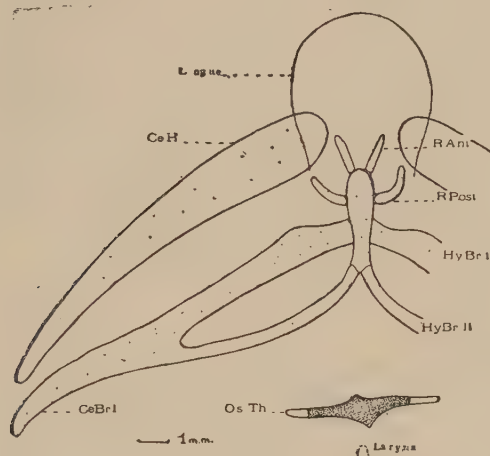


Fig. 55. — *Salamandra* adulte : vue dorsale
radii anterior (Hyh et posterior.
(méthode de Spalteholz)

La formule la plus fréquente chez les SALAMANDRIDÉS est celle de *Triton* ou de *Salamandra* et *Tylotriton* (fig. 55). Trois arcs sont copulaires (Hyh, Hybr 1, Hybr 2).

Phénomènes de néoformation :

Ils sont souvent entremêlés à des processus de réduction que nous indiquerons en même temps.

Arc hyal (sauf relations neurocraniennes). — Très souvent cet arc s'élargit, s'allonge et devient le plus développé de tous (fig. 55).

C'est surtout sa pièce Ceh qui se développe (fig. 52), tandis que Hyh s'amincit à l'extrême (fig. 47), ou se réduit et se fragmente (fig. 55), ou disparaît (fig. 57).

Nous retrouverons des adaptations fonctionnelles semblables chez certains Reptiles Lacertiliens. L'élargissement de cet arc tient sans doute à l'extension des muscles qui s'y insèrent ; l'amincissement et l'allongement de Hyh (*Hynobius*, fig. 47), ou sa disparition (fig. 57) donne plus de liberté aux mouvements de Ceh.

Chez *Hynobius*, *Cryptobranchus japonicus* (fig. 56), l'extrémité ventrale de Ceh montre, accentué par la brusque transition avec Hyh, un *processus latéral interne*. Chez *Menopoma*, les petits modules cartilagineux situés au même lieu (Drüner, 1904, Wilder) peuvent être interprétés comme des restes de ce processus (fig. 56). Cette interprétation est appuyée par l'exemple de *Mégalobatrachus*, qui, vers la fin de la vie larvaire, montre un *processus latéral externe* de Ceh et chez l'adulte des restes nodulaires de ce processus (fig. 52).

Chez *Amphiuma means*, nous avons fort bien vu, après Davison (1895), un *cartilage latéral externe* à la syndesmose entre Hyh et Ceh (fig. 51) ; s'agit-il encore du reste d'un processus ancien ? Cette hypothèse peut se défendre même si ce nodule n'existe pas chez la larve (Hay, 1890, ne le signale pas) ; on peut aussi supposer que c'est le début de quelque chose, une néoformation ? Nous avons parlé plus haut d'autres formations énigmatiques (précopulaires) chez cet animal.

Nous reviendrons sur Hyh à propos des néoformations paracopulaires.

Arcs Br. — Alors que certaines pièces disparaissent, d'autres (Hybr 1, Hybr 2, Cebr 2) continuent à croître et à se renforcer, suivant leur rôle dans le support des muscles linguaux, bucco-pharyngiens et aussi de la paroi pharyngienne (mouvements d'élévation et d'abaissement du plancher bucco-pharyngien, élargissement et contraction des parois latérales propres à l'aspiration de l'air, à la déglutition de l'air et des aliments).

Un des changements les plus curieux mais exceptionnel est l'allongement de l'arc Br 1 (Cebr 1 surtout) chez *Spelerpes bislineatus* (fig. 49) et surtout *fuscus* (fig. 57). Cet Amphibien se distingue par la protractilité de la langue, caractère que nous verrons

très développé chez les Reptiles Lacertiliens ; son appareil hyobranchial est comparable à celui de ces derniers. Smith (1920) a nettement démontré que Cebr 1 de l'adulte était néoformé : pendant

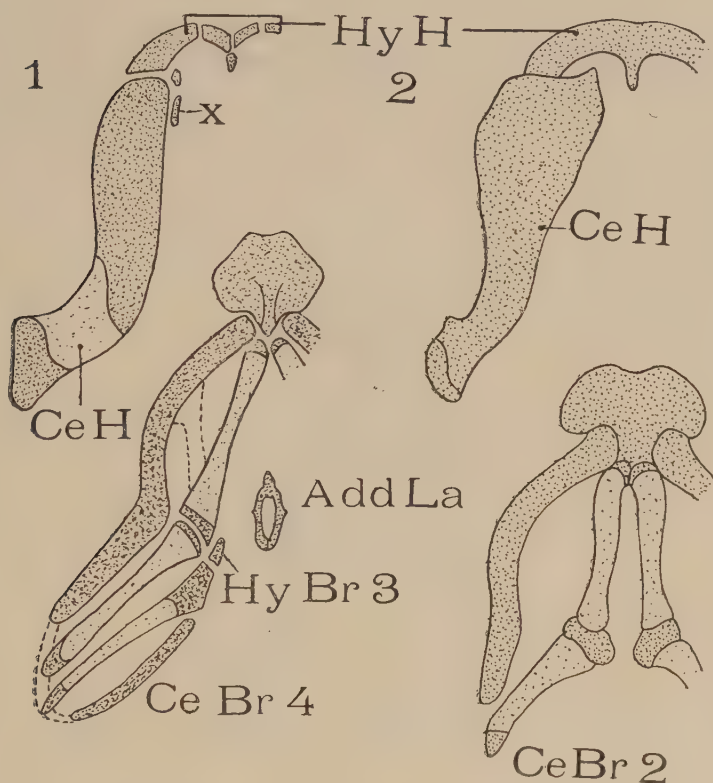


Fig. 56. — Appareil hyobranchial chez *Menopoma* et *Cryptobranchus japonicus* in Gaupp

Disjonction hyocopulaire et copulo-branchiale. En X, nodules homotopiques du processus latéral interne de *Cryptobranchus*. — Quoique appartenant à la même famille (Amphiumidés) ces deux Amphibiens ont leur appareil différemment réduit. — En clair, l'os.

que Cebr 1 larvaire s'atrophie à la fin de la métamorphose, Cebr 1 définitif apparaît immédiatement ventral à lui.

Cette recherche montre combien il faut être prudent dans l'homologie des pièces arcuales.

2° COPULE :

Phénomènes de réduction :

a) PÉRENNIBRANCHES ET AMPHIUMIDÉS. — Les phénomènes de réduction sont à peu près inexistantes chez tous les PÉRENNIBRANCHES (*Necturus*, *Proteus*, *Siren*) et chez certains AMPHIUMIDÉS (*Amphiuma means*) mais existent chez d'autres (*Cryptobranchus japonicus*, *Menopoma*).

Chez ces derniers, il se produit une scission dans la partie Bah de la copule de telle sorte que l'appareil hyobranchial devient constitué d'un appareil hyal (arcs Prbr 1 unis par un reliquat basihyal) et d'un appareil purement « branchial » (arcs Br avec la copule principale presque entière (Bah + Babr 1) qui, en outre, s'élargit beaucoup). Ces deux parties s'écartent, d'où disjonction de l'appareil hyobranchial ou mieux *disjonction hyocopulo-copulo-branchiale* (fig. 56).

Chez *Cryptobranchus*, les Hyh et le reliquat copulaire deviennent homocontinus (Fischer, Parker, Gegenbaur, Osawa, cités par Gaupp, 1905). Chez *Menopoma*, il y a, au contraire, hétérocontinuité et même fragmentation de la pièce d'union en 3 nodules : caudo-médian et cranio-latéraux (fig. 16). Le médian est inconstant (Hyrthl, Wilder, Gaupp, 1905). On a discuté sur ces nodules : les uns rattachent les latéraux aux Hyh et le médian au Bah (Wiedersheim, Parker, Gaupp) ; les autres les rattachent tous à la copule (Bah pour nous) (Drüner, Osawa, 1902). On ne peut aussi s'empêcher de rapprocher cette image de ce qu'on observe chez les SÉLACIENS primitifs (fig. 14) et rien n'empêche d'y voir, quoiqu'en pense Gaupp, la réapparition d'une disposition primitive ou plutôt des mêmes conditions ontogénétiques et fonctionnelles qui créent une telle image primitive. Il se peut aussi que ce soit un état plus dégradé que celui de *Cryptobranchus* : lorsqu'un organe squelettique est en voie de disparition, souvent il se fragmente ; s'il en était ainsi, il serait moins intéressant de rechercher ce qui appartient à Bah et à Hyh.

Lorsque le *copulostyle* existe à l'état larvaire, il persiste chez l'adulte (*Necturus*, *Proteus*, *Siren*, par exemple, fig. 50).

b) SALAMANDRIDÉS. — Une semblable *disjonction hyocopulo-copulo-branchiale* se produit aussi chez quelques SALAMANDRIDÉS (*Megalobatrachus japonicus*, fig. 52).

Chez *Hynobius nebulosus* nous avons cité l'allongement et l'amincissement des Hyh. Ceux-ci s'unissent ensemble et ne gardent avec la copule qu'un lien ligamenteux (Drüner, Gaupp, Tsusaki, 1922) après atrophie de la partie antérieure de la copule. Là il y a séparation mais non disjonction (fig. 47).

Ces cas sont à distinguer de ceux d'indépendance des arcs hyaux, indépendance qui est obtenue par des processus que nous allons examiner plus loin (*Tylotriton*, *Spelerpes*, fig. 54 et 57) mais où des modifications copulaires n'interviennent pas.

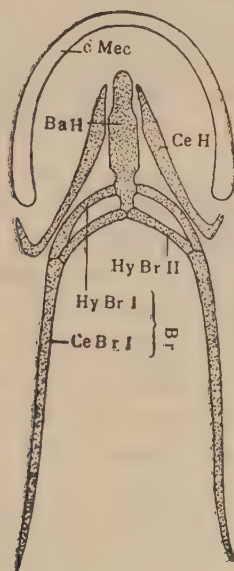


Fig. 57. — Appareil hyobranchial et mandibule de *Spelerpes fuscus* adulte d'après Szamoylenko (in Gaupp).

Vue ventrale, allongement extrême de l'arc Br 1 (langue très protractile).

Le plus important changement de la copule chez les SALAMANDRIDÉS, à la métamorphose, c'est la *disparition du copulostyle* ; de même disparaît la partie ventrale, élargie (Smith, 1920) du corps copulaire avec lequel ce style était homocontinu chez les larves (copule dédoublée des *Triton*, *Salamandra*, *Spelerpes*, etc., fig. 48, 44, 49). Sur la partie ventrale de cette copule, on a vu que s'appuyaient les arcs Br 1 ; ceux-ci reprennent alors contact avec

la partie dorsale et ainsi disparaît la dénivellation qui existait primitivement entre eux et les arcs Br 2 (fig. 49).

Lorsque le copulostyle possède chez la larve un processus thyroïdeus, celui-ci ne disparaît pas mais devient indépendant et souvent s'ossifie et s'élargie beaucoup : os thyroïdeum ou *triquetum* (Sieboldt, Dugès, fig. 49, 54, 55).

Processus néoformateurs. — Chez beaucoup de larves d'Amphibiens un ou plusieurs arcs primitivement subdivisés deviennent indivis ; ainsi, chez *Salamandra maculosa* : Cebr 1 devient homocontinu avec Hybr 1 et aussi avec Hybr 2 ; de même, chez *Spelerpes*, suivant Smith (1920), Hybr 1 devient homocontinu avec la copule, chez *Tylotriton verrucosus*, etc. Ce sont là des adaptations fonctionnelles ou peut-être dans certains cas des phénomènes simplement régressifs.

Dans d'autres cas, au contraire, à l'homocontinuité chez la larve succède l'hétérocontinuité ; ainsi, Gaupp en signale le cas pour Hybr 1 avec la copule chez *Triton toeniatus* (comparez les formules arcuales données plus haut). On peut encore invoquer l'explication vague d'adaptation fonctionnelle, pour les besoins nouveaux de la musculature ; là où il y avait rigidité d'une région squelettique, il se crée une laxité. Risquons aussi l'hypothèse que peut-être, dans certains cas, une telle subdivision, quoique d'apparition si tardive, n'est pas réellement secondaire.

Néoformations paracopulaires. — Chez certains SALAMANDRIDÉS on voit à la métamorphose les hypohyaux se transformer énormément : soit qu'ils s'amincissent et s'allongent, comme il a été dit (*Hynobius*, fig. 47), soit qu'ils se réduisent, gardant leur connexion copulaire mais se disjoignant (*Spelerpes*, fig. 49) ou ne se disjoignant pas (*Amblystoma*, fig. 54) d'avec les cératohyaux. De toute façon ils perdent beaucoup de leur aspect larvaire, contrastant avec l'hypertrophie des Ceh et semblant des formations nouvelles au point qu'on leur a donné un nom nouveau : *radii anteriores*. Certains auteurs (Smith, chez *Spelerpes*) avancent même que les Hyh peuvent disparaître à la fin de la vie larvaire puis réapparaître sous cette forme de radii (fig. 49). Ce serait alors d'entières néoformations. Il faut penser qu'entre temps la langue s'est fortement développée et que ces radii sont situés avec la partie antérieure de la copule en plein tissu lingual.

En arrière des *radii antérieures* apparaissent, totalement néoformés, une paire de *radii postérieures* ; ceux-ci ne sont pas constants et manquent, par exemple, chez tous les SALAMANDRIDÉS asiatiques (*Onychodactylus*, *Hynobius*, *Salamandrella*, etc., Gaupp, 1905) ; ils existent chez beaucoup d'autres SALAMANDRIDÉS mais ou bien les trois éléments se réunissent, entourent plus ou moins complètement (*Amblystoma*, fig. 54) et plus ou moins étroitement la copule latéro-copulaires, s'ajoute un centre médian dorso-copulaire, puis restent tels que (*Salamandra maculosa*, fig. 55) ou bien se compliquent.

Suivant Kallius (1901), à ces deux centres radiaux postérieurs, (*Triton toeniatus*, fig. 48), formant ce qu'on a appelé le *cartilage en anse* ou arqué. Chez le *Triton* il est bien développé et finit par former une plaque transversale dont les ailes s'étendent au voisinage immédiat des Ceh ; les radii ant., c'est-à-dire les Hyh, s'atrophient (Kallius). Chez *Amblystoma* les radii ant. réunissent les Ceh à la copule et le cartilage en anse, quoique gracile, est bien développé (fig. 54). Chez *Spelerpes*, Smith (1920) décrit les radii (postérieurs seuls), et entre eux, demeurant libre, un cartilage médian dorso-copulaire ; ce sont là les trois éléments du cartilage en anse ; ils sont, avec l'extrémité de la copule, en plein parenchyme lingual et sur eux s'insère le muscle hyoglose (fig. 49).

ANOURES. — Les transformations de l'appareil hyobranchial à la métamorphose ont été marquées ici au plus haut degré. Elles ont été particulièrement bien étudiées par Cuvier (1810) et par Martin Saint-Ange (1831), Dugès (1835-35), Rathke (1838), Stannius (1846), Ridewood (1897), Gaupp (1893, 1905), etc., et nous ne ferons que mettre en évidence quelques points principaux tirés des travaux de ces auteurs.

1° ARCS. — a) *L'arc hyal* persiste le plus souvent et garde son trajet complet de la copule au neurocrâne avec lequel il est continu (*Rana temporaria*, *Breviceps fuscus*, par exemple, fig. 58 I).

Ou bien, quoique très étendu dorsalement, il n'est plus uni à la capsule otique, mais reste attenant à la copule (*Pryniscus*, *Hyla rubra*, *Alytes*, *Hyla*, fig. 58 et 59).

Ou bien, tout en étant uni au crâne, il se résorbe près de la plaque copulaire, perd son union intime avec elle, ne lui restant

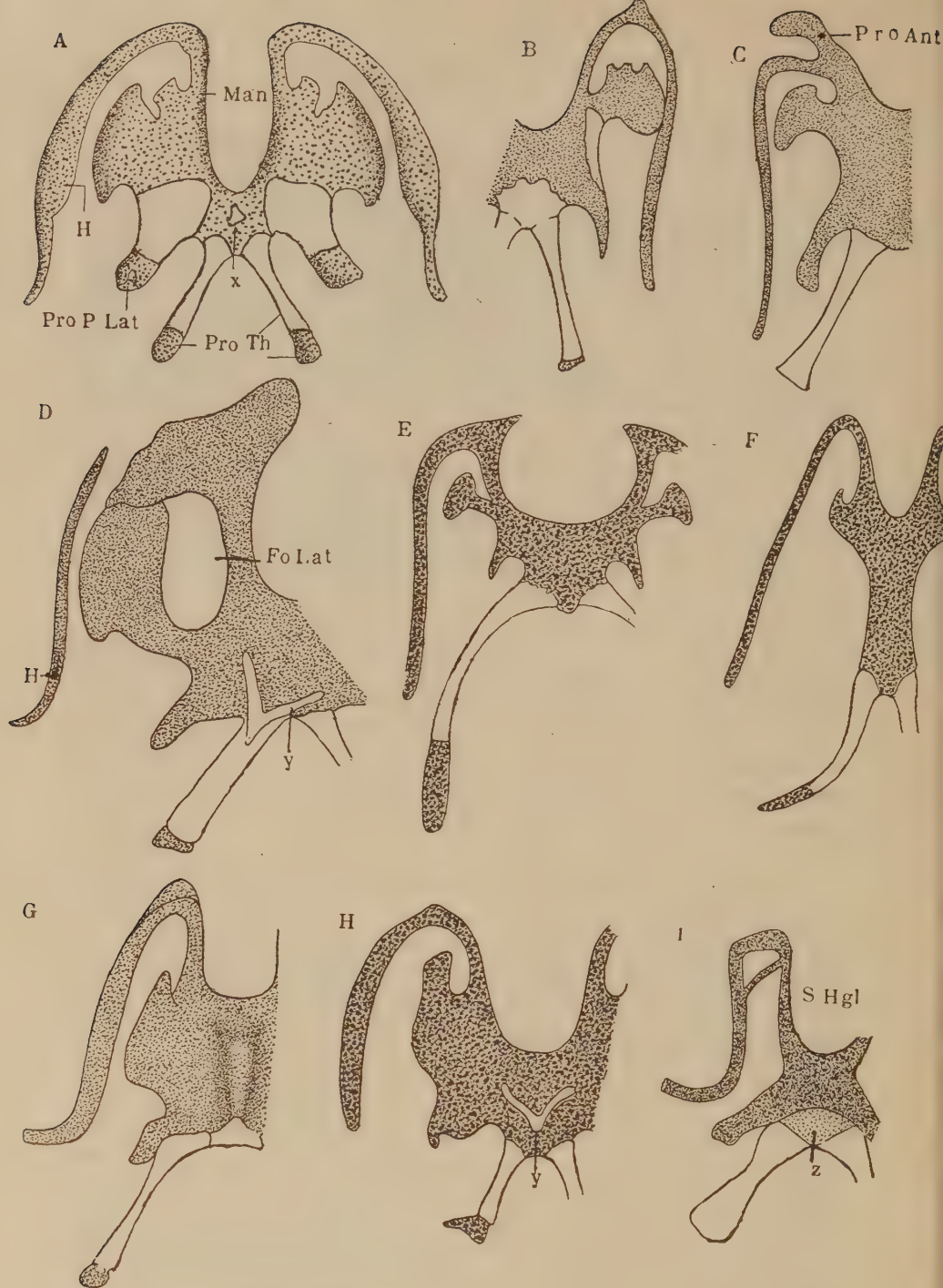


Fig. 58. — Appareil hyobranchial d'Anoures adultes, vues ventrales
(A à H, d'après Parker — I, d'après de Villiers)

A : *Bombinator igneus*. — B : *Cystignathus typhonius*. — C : *Discoglossus pictus*. — D : *Peledites punctatus*. — E : *Hyla rubra*. — F : *Pseudis varius*. — G : *Diplopelma ornatum*. — H : *Alytes obstetricans*. — I : *Brevicapsa fuscus*.

En clair : tissu osseux ; x et y : osselets de membrane ; Z : zone faiblement osseuse.

uni que par un ligament, d'une façon assez analogue à ce qui se passe chez l'Homme (Dugès, 1834) (*Pelobates fuscus*, *Pelodites punctatus*, Ridewood, 1897).

Ou bien, chez certains AGLOSSES (*Pipa*, fig. 53), cette résorption est marquée à l'extrême ; l'extrémité ventrale de l'arc est incorporée dans la copule ; son rudiment dorsal finit par disparaître ; on ne voit *plus d'arc hyal*, plus de corne ou processus hyal ; l'appareil est en définitive purement « branchial ».

Lorsqu'il persiste, l'arc hyal change d'orientation ; chez la larve il était presque transversalement dirigé de la copule au neuro-

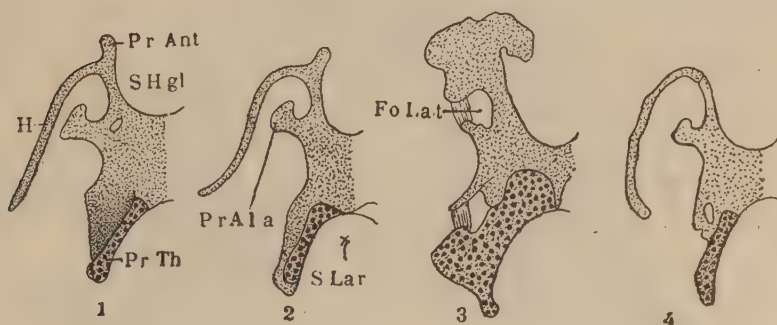


Fig. 59. — Appareil hyobranchial chez *Rana esculenta* (1),

Rana fusca (2), *Pelobates fuscus* (3), *Hyla arborea* (4)

Adultes (Blume). — Vues ventrales.

En foncé, l'os (proc. thyroïdeus) ; en gris, le cartilage.

crâne ; chez l'adulte, il devient ventralement *très* oblique en arrière, puis se recourbe dorsalement jusqu'à ou vers la capsule otique.

Ses plus profondes transformations sont à son extrémité ventrale ; chez tous les ANOURES larvaires, l'appareil hyobranchial a une grande uniformité morphologique ; mais à la métamorphose, de profondes divergences apparaissent. L'arc hyal joue un très grand rôle dans la genèse de ces modalités. Il se produit un mélange de processus de résorption et de processus de néoformation dans lesquels il est souvent difficile de se reconnaître. Cuvier et Gaupp y ont cependant jeté une assez vive lumière. Nous prendrons trois exemples : *Rana*, *Xenopus* et *Pipa*.

Chez *Rana temporaria* (Gaupp) les arcs hyaux restent très écartés l'un de l'autre ; entre eux la copule se creuse profondément (sinus hyoglosse) sous l'influence d'un gros muscle hyoglosse qui, inséré ventralement à elle, passe par ce sinus pour aller dans la langue (fig. 60).

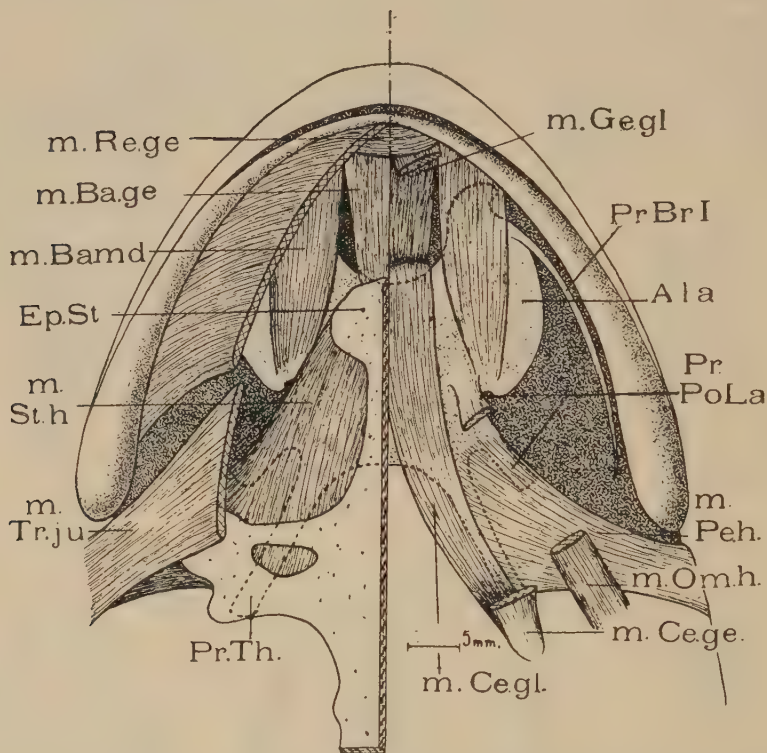


Fig. 60. — *Rana nigratans* Hallow, adulte, vue ventrale

Rapports de l'appareil hyobranchial avec les organes plus superficiels.

A remarquer, la réflexion du muscle Cératoglosse (hyoglosse des auteurs) plongeant dans le sinus hyoglosse. L'épisternum (EpSt) n'est pas représenté à gauche.

L'arc hyal, par une première portion sagittalement dirigée, appelée *manubrium*, contribue à border latéralement ce sinus (fig. 45). L'origine du manubrium est discutée ; pour Ridewood (1897) c'est réellement la partie initiale de l'arc Prbr 1 ; pour Gaupp, il est possible qu'il soit copulaire, c'est-à-dire conséquent à la réso-

lution de la partie antérieure de la copule ; son bord externe est certainement néoformé par apposition tardive de cartilage (néocartilage paracopulaire de Gaupp, fig. 45 E et F).

A l'extrémité antérieure du manubrium se néoforme un *processus antérieur* (Cuvier, Gaupp). A partir de ce niveau, l'arc se replie brusquement en arrière. Nous retrouverons chez les Reptiles Lacertiliens cette double orientation et ce processus antérieur.

Chez *Xenopus laevis*, les arcs hyaux s'unissent l'un à l'autre au devant du passage du muscle hyoglosse très faiblement développé ; le sinus devient un *foramen hyoglosse* ; l'atrophie de la langue joue certainement le plus grand rôle dans ce rapprochement des arcs. Ultérieurement, cette union s'amincit et forme un pédicule médian ou *manubrium impair* qui rattache les arcs à la copule (fig. 53, VI).

Chez *Pipa*, l'évolution est d'abord absolument semblable ; il se forme un *foramen hyoglosse*, mais ensuite latéralement à cette union hyale pré-hyoglossique, les arcs se résorbent complètement (fig. 53 V).

b) Les quatre *Cebr* disparaissent totalement chez tous les ANOURES.

c) Les plaques hypobranchiales ont, comme les arcs *Prbr* 1, une destinée complexe. Là aussi il y a un mélange de processus de résorption et de néoformation difficile à analyser.

Chez *Rana*, les plaques, déjà fort rapprochées l'une de l'autre chez la larve, se soudent médianement et s'intègrent en grande partie dans le corps copulaire. De chaque plaque dérive un *processus* ou corne postéro-interne ou *thyreoïdeus* (Cuvier, Dugès, Gaupp, fig. 45).

Chez *Pipa* (plus nettement encore que chez *Xenopus*), chaque plaque hypobranchiale, au moment de la métamorphose, se creuse d'un orifice central (dans lequel Ridewood voit une fente arcuale séparant 2 parties primitives : *Hybr* 1 et *Hybr* 2) ; cette lacune s'étend en dehors et en arrière et subdivise la plaque en une partie externe : *ail*e (*ala*) et une partie interne ou *processus thyreoïdeus* ; l'ail e prend une très grande extension (fig. 53 Ia V).

2° COPULE. — En apparence, et sauf l'arc hyal lorsqu'il ne s'atrophie pas, tout l'appareil hyobranchial des ANOURES semble se réduire à une grosse copule ou corps. Cette apparence est génétiquement à peu près la réalité chez *Rana* et la plupart des PHANÉROGLOSSES, mais elle est tout à fait fausse chez des AGLOSSES tels que *Pipa* et *Xenopus*. Nous allons encore, sur ces trois espèces, suivre la destinée de la copule.

Chez *Rana* :

a) Le petit cartilage précopulaire disparaît.

b) La partie antérieure de la copule se résorbe et forme, avec le concours de chaque manubrium, la vaste concavité du sinus hyoglosse (passage du muscle hyoglosse, fig. 45 E, F, G).

c) La partie de la copule située en avant des plaques hypobranchiales persiste et s'étend latéralement grâce à l'apposition cartilagineuse *paracopulaire* de Gaupp, donnant lieu à un processus *alaris* ou antéro-latéral plus ou moins développé. Chez *Pelobates*, ce processus arrive à se souder à l'arc hyal et constitue ainsi un *foramen latérale* (fig. 59, 3).

d) En arrière de la partie précédente, la copule primitive se trouve prolongée par la soudure entre elles des deux plaques hypobranchiales ; ces plaques deviennent donc secondairement copulaires de sorte que la copule définitive ou corps aura une origine mixte, arcuo-copulaire (fig. 45 E, F). Les plaques hypobranchiales ainsi intégrées présentent deux processus latéraux, l'un est le *processus postéro-interne* ou *thyreoïdeus*, dérivé direct de la plaque (Cuvier, Gaupp), l'autre, un peu plus externe, *processus postéro-externe*, est néoformé (Gaupp).

En résumé, la copule ou corps adulte résulte de la copule primitive (dont cependant la partie antérieure est résorbée), d'une néoformation bilatérale et de la soudure des plaques hypobranchiales.

Chez *Xenopus* et *Pipa* :

a) La partie antérieure de la copule adulte est constituée par le *manubrium* (soudure des arcs hyaux).

b) En arrière de lui, est le *foramen hyoglosse*.

c) En arrière du foramen, les deux plaques hypobranchiales se soudent chez la larve, mais aussitôt chacune d'elles se subdivise en deux processus (alaire et thyreoïdeus) et, par suite d'inégalités de croissance, ces processus très étendus postéro-latéralement se trouvent rattachés à la partie copulaire immédiatement postérieure au foramen hyoglosse par de très minces pédicules (fig. 53).

Il résulte de cette évolution que, chez ces espèces, ce qui dans la copule définitive dérive de la copule primitive est presque inexistant. A la constitution de la copule définitive ont pris part surtout les arcs hyaux et les plaques hypobranchiales (Ridewood, Gaupp).



F. — ARC HYAL ET COLUMELLE. — Les observations de Marcus (1910) chez les APODES (*Hypogeophis*) ont démontré l'origine hyale de la columelle ; au stade précartilagineux il y a en effet continuité entre ces deux éléments ; chez les autres Amphibiens cette continuité n'est pas évidente ; il faut admettre qu'elle est perdue.

Chez tous (sauf certains ANOURES, fig. 62) l'arc hyal perd ses relations avec le neurocrâne et, suivant son degré d'atrophie, s'en éloigne plus ou moins ; cependant, chez quelques ANOURES, il s'unit secondairement avec le quadratum (*Rana* par exemple).

Si la columelle dérive de l'arc hyal, que représente-t-elle comparativement aux Poissons ?

Schmalhausen (1923) a interprété des formations rudimentaires juxta-otiques, chez l'embryon d'*Acipenser* et de *Ceratodus*, comme les restes d'une bifurcation primitive de l'extrémité dorsale de l'arc hyal ; celle-ci, comme un arc Br adulte de TÉLÉOSTOME (fig. 22), aurait été constituée par un épihyal bifide prenant double appui sur le neurocrâne par l'intermédiaire d'un infrapharyngohyal et d'un suprapharyngohyal ; pour cet auteur cette disposition serait la plus ancienne et nous avons vu, à propos de l'arc hyal des Poissons, comment il en faisait dériver celles, très diverses, des SÉLA-

CIENS et des TÉLÉOSTOMES (fig. 63). La fourche de l'arc hyal s'appuierait aux parties ventrale et latérale à la vena capitis lateralis, à l'artère faciale (ou stapédiale) et au nerf VII tandis que l'artère carotide interne lui serait ventrale (fig. 63 et 64).

Les pharyngohyaux supposés ne se retrouvent jamais complètement ; ainsi chez l'embryon d'*Acipenser*, un inPhh se manifeste

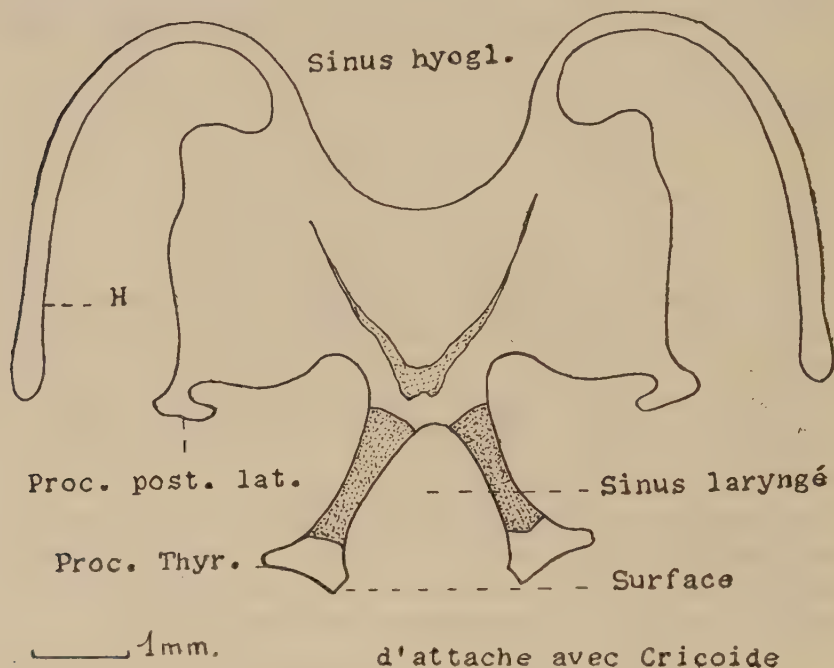


Fig. 61. — Appareil hyobranchial d'*Alytes obstetricans* adulte

Vue Ventrale. — Méthode de Spaltcholz.

En clair : le cartilage ; en grisé : l'os.

sous forme d'un petit processus soudé à la base du crâne un peu au-devant du trou de sortie du nerf VII ; chez l'embryon de *Ceratodus*, il y a un élément de même situation mais indépendant et fugace ; quant à suPhh il est supposé fondu dans Hmd (Eph) ou résorbé.

Chez les Amphibiens larvaires (URODÈLES) l'extrémité de l'arc hyal cartilagineux serait, suivant Schmalhausen, celle de Ceh mais elle serait prolongée par un tractus mésenchymateux bifurqué dans la fourche duquel est située la vena capitis lateralis ; ce tractus

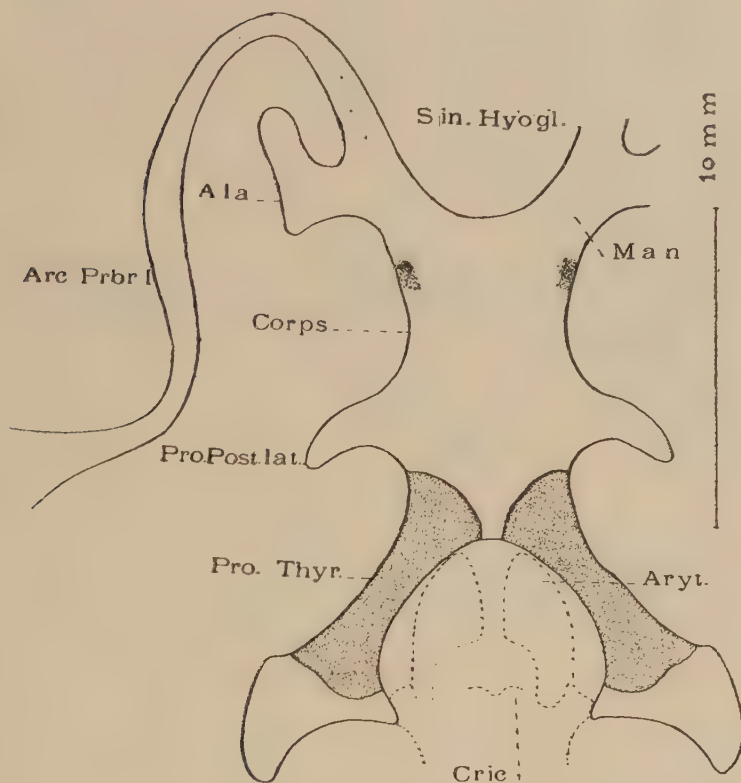


Fig. 62. — Appareil hyobranchial et laryngotrachéal de *Bufo vulgaris* L. adulte (méthode de Spalteholz) ; vue dorsale.

Deux centres copulaires enchondraux supérieurs, continuité de l'arc hyal avec le neurocrâne. Les processus thyroïdei sont étroitement articulés avec le cartilage cricoïde.

monte en dehors jusqu'à la capsule otique et représenterait Eph + suPhh (Hmd) et aboutit en dedans à la columelle qui correspondrait alors à inPhh (fig. 63 U). Ajoutons par anticipation que l'on trouve chez les Reptiles une disposition encore plus démonstrative de cette conception (fig. 63 L).

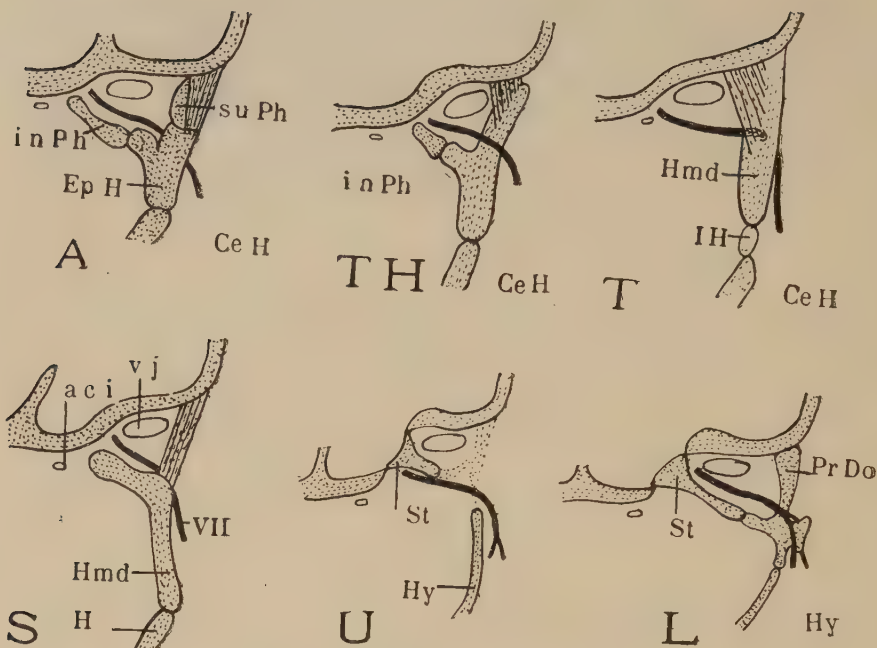


Fig. 62, 63, 64. — Evolution de l'extrémité de l'arc hyal chez les Vertébrés (vue postérieure), d'après la conception de Schmalhausen.

A. — Disposition (en partie hypothétique) chez l'embryon d'Acipenser ; l'épihyal est supposé se subdiviser ultérieurement (d'après nous) en Hmd, Ih et Sy.

TH. — Téléostome adulte hypothétique ; fusion du suprapharyngo-hyal et de Eph en Hmd.

T. — Téléostome adulte, disparition de l'infrapharyngo-hyal ; le symplectique n'est pas représenté.

S. — Disparition du suprapharyngo-hyal et fusion de l'infrapharyngo-hyal avec Eph.

U. — Urodèle embryonnaire ; une trainée mésenchymateuse tient la place de Eph et suPh.

L. — Lacerta : disposition qui ramène à la disposition primitive du Téléostome (A.). Processus dorsal ayant la valeur d'un suprapharyngo-hyal et le stapes d'un inPhh.

(1) La columelle des AMPHIBIENS est essentiellement constituée dans son plus complet développement des pièces suivantes : 1° sertis (souvent plus ou moins ankylosés) dans l'anneau de la fenêtre vestibulaire : l'*Operculum* (d'origine otique), souvent osseux) et en avant le *Plectrum*, moins constant (d'origine probablement hyale) ; 2° se dirigeant vers l'extérieur, implanté sur le *Plectrum*, quelquefois perforé par l'artère stapédiale, le *style columellaire*, des URODELES. Ce style peut atteindre la membrane tympanique ; il est d'autre part uni ontogénétiquement

Les rapports des éléments susquelettiques, supposés homologues, avec la vena capitis lateralis sont fixes chez tous les Vertébrés ; mais il n'en est pas de même avec le nerf VII. Nous avons déjà vu combien ce nerf était variable de position par rapport à Hmd chez les Poissons et toutes les combinaisons explicatives que cela avait entraînées. Chez les APODES et les ANOURES (et, comme on le verra, chez les Reptiles, Oiseaux, Mammifères) le nerf VII n'a pas une situation embarrassante : il passe au-dessus de la columelle comme il passe au-dessus de inPhh chez *Acipenser* ; par contre, chez les URODÈLES, il est sous-columellaire (fig. 62 U) et cette disharmonie de rapports n'a pu recevoir (en dépit des efforts de Schmalhausen) d'explication satisfaisante (Goodrich, 1931).

Si la majorité des auteurs admettent l'origine hyale de la columelle ou au moins de sa partie distale, quelques-uns la nient : récemment Litzelmann (1923) chez la larve de *Triton* trouve, collé au bord postérieur du Carré, une tige cartilagineuse en voie d'atrophie, qu'il considère comme le reliquat de Hmd ; la columelle serait pour lui une néoformation d'origine otique. Cette observation intéressante reste à préciser. Goodrich (1931) incline à y voir une partie détachée d'une columelle régressée.

En résumé, nous retiendrons surtout de ce qui précède : la relation directe de l'arc hyal avec la columelle chez les APODES (Marcus), les plus primitifs des Amphibiens actuels, et l'interprétation de Schmalhausen quoique cette dernière nous apparaîtra encore mieux fondée chez les Reptiles.

*
* *

G. — APPAREIL HYOBRANCHIAL ET LARYNX. — Deux théories ont été émises sur l'origine des cartilages laryngo-trachéaux, les uns les considèrent comme des néoformations (Vialleton, 1911), les autres sont au contraire enclins à admettre leur liaison génétique avec l'appareil branchial, à voir en eux le résultat

avec le Squamosum, secondairement avec le Carré. Ce style, chez les ANOURES, se fragmente, en général, en trois pièces ; la pièce moyenne (pars media) est le plus souvent osseuse. De la pièce externe, insérée en grande partie dans la m. tympanique, se détache le processus ascendens, homologue du processus dorsal des REPTILES ; ce processus se poursuit (homocontinuum) avec le cartilage de la crista parotica.

de transformations d'arcs qui, primitivement adaptés à la respiration branchiale, ont régressé, puis sont devenus des parties accessoires de l'appareil respiratoire aérien. (Parallèlement d'autres auteurs se sont efforcés de démontrer l'origine épithélio-branchiale des ébauches pulmonaires (Gôtte, Kastschenko, Weber et Buvi-gnier, 1903).

A la base de la conception de l'origine branchiale de l'appareil laryngé (Wilder, 1892, 1896 ; Gegenbaur, 1892) est d'abord une raison d'ordre topographique : l'aditus laryngé « apparaît » chez les **Tétrapodes** immédiatement en arrière du copulostyle. Au cours du développement chez beaucoup d'**Amphibiens** (ANOURES en particulier), chez les **Reptiles** et les **Oiseaux**, cet aditus se déplace en avant, vient dorsalement au corps de l'appareil hyobranchial et en définitive contracte avec lui des rapports parfois extrêmement intimes. Ainsi donc, dès le début du développement, *l'aditus est placé dans le champ mésobranchial*.

L'ontogénèse et l'évolution des éléments laryngo-trachéaux chez les **Amphibiens** sont les suivants : les cartilages latéro-trachéaux sont les plus précoces et il s'en isolent bientôt, d'abord homo, puis hétérocontinus, les cartilages aryténoïdes (Henle, 1839 ; Hoffmann, 1878 ; Wiedersheim, 1886 ; Göppert, 1898 ; ce sont des cartilages latéraux à l'orifice glottique (*Proteus*, *Necturus*). Puis les deux cartilages latéro-trachéaux, continuant leur extension caudale, vont jusqu'aux bronches et, dorsalement et ventralement, finissent par se joindre, et un cartilage cricoïde se séparera dans la portion craniale, de même plus tard, aux dépens des baguettes transversales, que de précoces incisures du cartilage latéral avaient déjà libérées, se constitueront les anneaux de la trachée (ANOURES), enfin peuvent apparaître des cartilages de Santorini (ANOURES) aux dépens des aryténoïdes.

Pour Wilder, Gegenbaur, les aryténoïdes dériveraient des arcs Br 5 et les éléments postérieurs emprunteraient leurs matériaux aux arcs plus postérieurs. Ceci reste hypothétique mais s'accorde avec le fait que chez les **Tétrapodes** (**Amphibiens**, **Reptiles**) qui possèdent ces éléments laryngés, Br 5 n'existe plus. Seuls les **Mammifères** possèdent un cartilage thyroïde et un épiglottique ; il sera discuté de leur origine dans un autre chapitre.

Une autre raison est que les cartilages laryngés ont emprunté leur musculature et leur innervation (n. X 4, ou laryngé récurrent) à l'arc Br 5 (Wilder).

Wilder est un peu gêné par le fait que chez les Dipneustes il existe autour du tube pulmonaire quelques formations fibro-cartilagineuses dans lesquelles on serait tenté de voir les éléments pré-curseurs du larynx, il en fait des néoformations purement locales.

Si ces liaisons originelles entre les cartilages laryngés et les arcs branchiaux sont discutables, il n'en est pas de même des liaisons secondaires dont nous allons citer quelques modalités chez les ANOURES :

a) Le conduit laryngo-trachéal est placé entre les deux processus thyroïdei, ce qui a valu à l'espace délimité par ceux-ci et le corps le nom de *sinus laryngé* (Ridewood, 1898). Les rapports des processus thyroïdei avec le larynx poussent Gaupp (1904) à les considérer comme dérivant de Hybr 2 (on a vu plus haut qu'ils proviennent de la plaque hypobranchiale mais que celle-ci est peut-être un complexe de Hybr 1 et 2, contrairement à l'opinion de Stöhr) ; on verra dans un autre chapitre (Mammifères) que c'est également aux dépens de Br 2 uni à Br 1 par le cartilage thyro-hyoïdien que le larynx contracte ses connections les plus serrées avec l'appareil hyobranchial.

b) En outre, les extrémités des processus thyroïdei sont unies ligamenteusement avec les parties latérales du cartilage cricoïde ou *crico-trachéal*.

c) Ou bien cette union devient une homocontinuité cartilagineuse (*Alytes obstetricans*, *Bufo cinereus* (Hoffmann, 1878), *Bufo lentiginosus* (Wilder, 1896).

d) Ou bien cette homocontinuité s'étend sur toute la longueur des processus sus-dits et sur le corps jusqu'au foramen hyoglosse (*Xenopus*, *Pipa*, fig. 53).

Le plancher du larynx a ainsi incorporé la partie caudale de l'appareil hyobranchial, qui en raison de sa forte concavité dorsale, constitue une grosse caisse de résonance au milieu de laquelle est la glotte (*Xenopus*, *Pipa*).

Bien plus, chez le mâle de ces animaux (car il y a des différences sexuelles assez marquées) le pédicule (fig. 53) qui, au-dessous

(1) Cette homocontinuité, affirmée par Hoffmann, ne se retrouve pas dans notre exemplaire (fig. 61) ni chez *Bufo vulgaris* (fig. 62).

du foramen hyoglosse, rattache cette partie caudale au reste du corps copulaire, se résorbe, devient fibreuse, de telle sorte qu'il y a *discontinuité* entre elle et le larynx. On assiste ainsi *au passage d'une partie de l'appareil hyobranchial au service du larynx.*

(Si l'on se rappelle que chez *Pipa* l'arc hyal s'est résorbé ou s'est confondu avec le corps copulaire, que la copule larvaire s'est réduite à presque rien, que les plaques alaires sont en grande partie de néoformation et si l'on en disjoint encore la région des processus thyreoïdei, on voit combien profondes sont les modifications qu'a subies cet appareil branchial de cet Amphibien.)

Les transformations précédentes sont évidemment secondaires mais non moins intéressantes et montrent l'intimité de voisinage et la faculté de co-évolution de toutes ces formations squelettiques ; n'est-ce pas là un appui à la théorie de leur origine commune ?

*
* *

CHAPITRE V

GNATHOSTOMES PULMONES AERIENS

1^o Appareil hyobranchial des Reptiles

Les Reptiles comprennent un très grand nombre d'ordres fossiles complètement éteints dont on connaît très mal l'appareil hyobranchial ; parmi les ordres actuels, nous aurons à citer les CHÉLONIENS (*Chelone*, *Chelemys*, *Clemmys*, *Chelys*, *Chitra*, *Pelochelys*, *Emys*, *Testudo*, *Trionyx*), les RHYNOCÉPHALES (*Sphénodon* ou *Hateria*) les CROCODILIENS (*Crocodilus*) et les SAURIENS qui se subdivisent en SAURIENS proprement dits : LACERTILIENS (*Lacerta*, *Iguana*, *Anguis*, *Scincus*, *Uromastix*, *Varanidés*, *Chamaeleontides*, *Geckonidés*) et en OPHIDIENS (*Coluber*, *Vipera*, *Tropidonotus*, *Python*, *Crotalus*).

Les SAURIENS et surtout les OPHIDIENS qui en dérivent sont, à certains points de vues, les plus évolués, c'est-à-dire spécialisés des Reptiles. Les quatre groupements précédents représentent quatre rameaux divergents dans le phylum.

Mais cet énoncé (Goodrich, 1931) est basé sur une conception zoologique générale. En ne considérant que l'architecture du squelette hyobranchial nous suivrons un autre ordre et nous décrirons successivement : les SAURIENS proprement dits, les RHYNOCÉPHALES, OPHIDIENS, d'une part ; les CHÉLONIENS et CROCODILIENS d'autre part.

Dans ce chapitre nous avons beaucoup utilisé l'importante revue générale publiée par Gaupp (1905). De préférence nous avons fait confiance aux observations de cet auteur, sans cependant négli-

ger les travaux de ses devanciers (Cuvier (1825-1835), Duvernoy (1835), Stannius (1856), Ludwig (1872), Walter (1892), Cope (1892), Verlyus (1898-1903) et d'autre plus récents, Rice (1920).

Nos investigations se sont bornées à étudier un certain nombre d'espèces adultes.

*
* *

A. — ROLE DE LA REGION HYOBRANCHIALE DES REPTILES. — A partir des Reptiles, l'appareil viscéral n'est *définitivement* plus branchial, la réduction des arcs Br va s'accroître. Ceux qui persistent vont s'adapter.

a) Si la paroi latérale du pharynx, par suite du déplacement de ses fonctions respiratoires primitives, perd en majeure partie son squelette, par contre sa région médio-ventrale voit se développer, plus encore que chez les Amphibiens l'appendice lingual musculaire qui nécessite des points d'appui cartilagineux ou osseux ; c'est pour le support de cette langue, de ces muscles et aussi des muscles pharyngiens (anciens muscles arcuaux transformés, adaptés) que va persister un ensemble copulaire auquel viennent s'ajouter les portions voisines des arcs hyal et branchiaux.

b) D'après Heinemann, Siefert (1896) (cités par Gaupp), les restes arcuaux joueraient indirectement un faible rôle respiratoire ; dilatant ou contractant les parois pharyngiennes, sous l'action des muscles, ils aideraient à l'aspiration ou à la déglutition de l'air, d'une façon analogue à celle des Amphibiens.

c) Il est à noter chez les Reptiles la position très haute du larynx et des anneaux trachéaux, position telle que ces éléments reposent sur la face dorsale de la masse copulaire et lui sont unis par du tissu ligamenteux et des muscles (fig. 81) ; cette situation est acquise secondairement au cours de l'ontogénèse car, primairement, l'aditus laryngé apparaît en arrière de la copule (fig. 81 A) alors que chez l'adulte il peut arriver jusqu'à la base du processus lingualis copulae (fig. 81 D). Ces rapports définitifs, les mouvements oscillatoires du tube laryngo-trachéal, doivent influencer sur l'architecture de la copule et des arcs voisins.

En résumé : l'action des muscles linguaux, pharyngiens et laryngiens détermine la persistance de l'appareil hyobranchial et règle en grande partie sa morphologie.

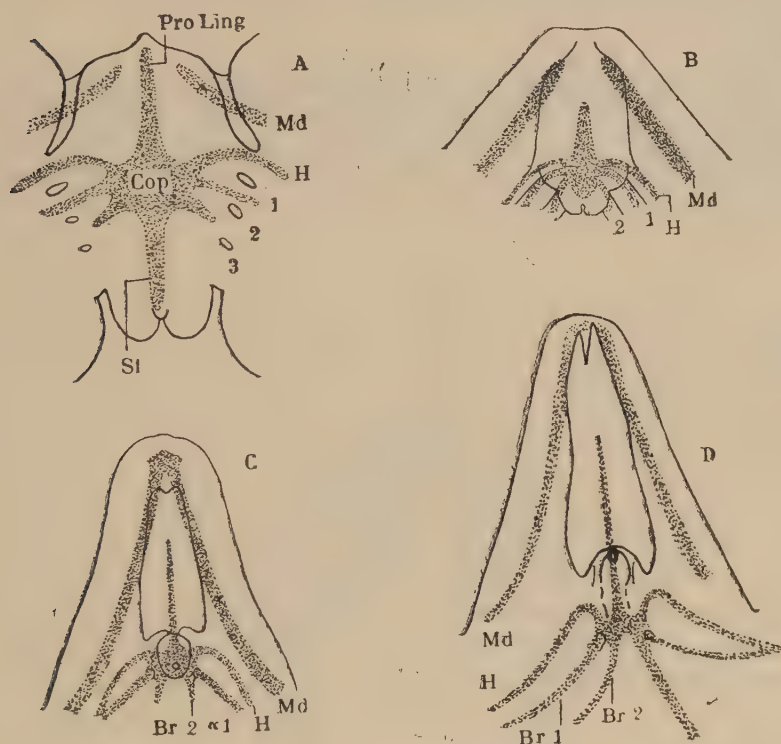


Fig. 65. — Développement de l'appareil hyobranchial de *LACERTA MURALIS* Merr. Vues ventrales (Kallius)

Embryon A. — Ebauches cartilagineuses des arcs : 3 fentes Br ; proc. lingual et copulostyle très longs. Position première du larynx.

Embryon B. — Convergence plus grande des arcs ; réduction des proc. lingual et copulostyle ; larynx déplacé oralement.

Embryon C. — Copulostyle disparu ; larynx supra-copulaire.

D. — Adulte ; larynx précopulaire.

La langue est projetée par un trait continu.

Il est un autre élément viscéral qui, réduit et transformé, n'a pas disparu ; c'est l'extrémité dorsale de l'arc hyal. Comme chez les Amphibiens, elle est entrée, sous forme de pièce columellaire, au service de l'oreille moyenne. Mais, sauf chez *Sphénodon*, elle est entièrement disjointe de l'appareil hyobranchial qui a ainsi perdu toute relation avec le squelette axial.

B. — FORMULES ET CONSTITUTION DES ARCS POST-MANDIBULAIRES DES REPTILES. — L'arc mandibulaire s'est isolé complètement du reste de l'appareil viscéral squelettique ; ce dernier s'est donc scindé en deux parties indépendantes : mandibulaire et hyobranchiale, comme chez les *Dipneustes* et les *Amphibiens*.

En ce qui concerne l'appareil mandibulaire, disons rapidement pour mémoire : l'arc mandibulaire (Prbr 2) n'a pas régressé fonctionnellement, mais, par rapport aux *Poissons*, il s'est adapté

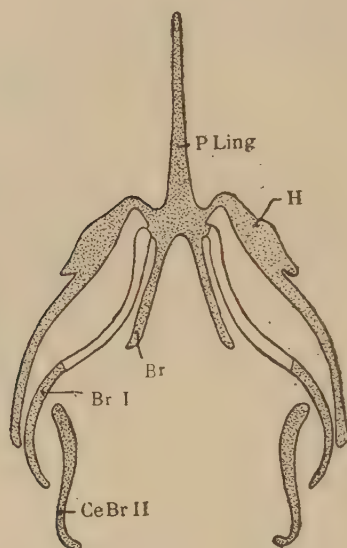


Fig. 66. — Appareil hyobranchial de *LACERTA AGILIS* (Parker). En clair : l'os Br 1, articulé à la copule.

à une vie différente ; morphologiquement, il dérive d'une disposition autostylique très proche de celle des *Dipneustes* et des *Amphibiens* ; il est formé de deux pièces primordiales : un cartilage de Meckel ou mandibulaire articulé avec un cartilage Carré, ce Carré est le reste du palato-carré des *Poissons* (ce n'en est pas le seul reste car une partie moyenne du *Pq* des *Poissons* se retrouve dans une pièce (processus basal et ascends réunis) unie à la base du neurocrâne, incorporée à ce dernier). Au cours du développement, mandibulaire et carré s'ossifient plus ou moins complètement et formeraient un squelette fonctionnellement insuffisant s'il ne venait

s'y adjoindre de puissants os dermiques dont nous avons déjà vu les analogues chez les OSTEICHTHYES. Le carré est donc solidement fixé au neurocrâne, fait fonctionnellement corps avec lui (*autostylie*), est *seul* à supporter tous les efforts mécaniques de la mandibule.

En arrière des arcs mandibulaires, le squelette viscéral est réduit à un plastron *hyobranchial* constitué primordialement par une copule (sans doute phylogénétiquement d'origine plurale ; Gegenbaur, 1898) sur laquelle viennent se fixer, de façon variable, 1, 2 ou 3 arcs (Prbr 1, Br 1, Br 2) suivant les espèces considérées (fig. 65 et 66).

La *copule* est, le plus souvent, en avant des arcs hyaux, prolongée par un *processus lingual* dont nous avons vu l'homologue dès les Poissons ; il peut s'y adjoindre ventralement une pièce nouvelle, néoformée, l'*entoglosse* (fig. 79 et 80). Le processus lingual est relativement plus développé chez l'embryon que chez l'adulte ; au stade précartilagineux (fig. 65), on le voit s'avancer jusqu'entre les arcs mandibulaires ; il diminue de longueur au moment de la chondrification. Kallius a également démontré l'existence d'un processus caudal (*copulostyle*) précartilagineux (fig. 65) qui rappelle le prolongement homotopique des Poissons et des Amphibiens adultes ; mais chez tous les Reptiles ce processus ne se chondrifie pas et disparaît. La copule est toujours simple à tous les stades, subdivisions osseuses mises à part.

Les *arcs* ne s'étendent pas jusqu'au squelette axial, sauf très rarement l'arc hyal (*Sphénodon*), mais s'arrêtent plus ou moins loin sur la paroi latérale du pharynx ou même ne sont que de petits rudiments ne dépassant guère la région médio-ventrale ; cette faible extension dorsale n'est pas beaucoup plus accusée durant la vie embryonnaire (LACERTILIENS, CHÉLONIENS) (fig. 65) ; le vestige d'un arc transitoire s'observe rarement (OPHIDIENS). Il y a donc à ce point de vue une notable différence entre les Amphibiens et les Reptiles.

La *subdivision des arcs* est faible et peu fréquente, même lorsque ceux-ci sont assez longs pour qu'on y suppose, en puissance, plusieurs pièces constitutives. L'arc hyal complet de *Sphénodon* n'est qu'en deux pièces.

Si l'on admet que les ancêtres des Reptiles possédaient des arcs composés comme ceux des Poissons, il faut supposer que les pièces constitutives primitives se sont complètement unies ; cette conception peut nous paraître justifiée quand nous voyons des pièces arcuales cartilagineuses, séparées chez l'embryon, se fusionner (homocontinuité, Gaupp) dans la suite de la croissance. Mais nous redevenons sceptique sur la valeur d'une telle observation quand Gaupp cite le processus inverse (moins fréquent, il est vrai, à confirmer selon nous) c'est-à-dire la subdivision d'une pièce cartilagineuse primairement simple en deux cartilages secondaires. Gaupp a longuement insisté, à propos des Amphibiens et des Reptiles, sur le peu de valeur qu'il fallait attribuer à la continuité des pièces entre elles quand on veut faire des homologues : l'homocontinuité entre la copule et l'arc hyal par exemple ne veut pas dire qu'il n'y ait pas théoriquement dans cet ensemble un Bah, un Hyh, un Ceh, etc., de même que l'unité de la copule ne signifie pas qu'il n'y ait pas en elle les matériaux formateurs de plusieurs Babr primitifs, etc...

On peut faire une autre hypothèse et dire : les arcs ne se subdivisent pas parce que l'excitation mécanique n'en détermine pas la nécessité et la chondrification envahit uniformément le blastème initial continu dans tout arc de tout Vertébré. Mais le propre d'une explication est d'être générale, invoquer l'action mécanique comme seul déterminant de la segmentation du squelette, c'est oublier la puissante fixité héréditaire des dispositions morphologiques, la valeur explicative des organes rudimentaires devant l'unité du plan général des Vertébrés ; ce qui expliquerait ici, renverserait là.

Nous préférons donc admettre que la subdivision des arcs n'est qu'apparente ; théoriquement, les arcs doivent se former ou ont dû se former avec les subdivisions de leurs lointains ancêtres ; mais pour des raisons mécaniques nouvelles et surtout parce que le développement est très faible, les subdivisions primitives sont masquées ; elles s'effacent si rapidement au début du développement qu'il est impossible de les voir ; l'homocontinuité est alors secondairement acquise, semble fixée dans l'ontogénèse. On peut faire un pas de plus et dire que cette subdivision primitive peut être complètement perdue ; un pas encore et admettre que là où persiste le blastème formateur des arcs, un nouveau plan de construction peut y apparaître. Avec ces insensibles degrés, nous concluons : *régression*, transformation et par endroit néoforma-

tion, caractérisent ou peuvent plus ou moins caractériser l'appareil hyobranchial des Reptiles comparé à celui de ses très anciens précurseurs, proches parents des Poissons, dont il dérive *et dont il gardera* malgré tout de nombreux traits communs ; régression : on peut en trouver des exemples en presque tous les points et par conséquent dans l'ensemble du squelette en question ; transformation : c'est très souvent cette homocontinuité des arcs et de l'appareil copulaire, que nous considérerons comme secondaire c'est-à-dire acquise ; néoformation : ce sont peut-être les subdivisions secondaires à la chondrification (à confirmer), c'est encore l'apparition d'un entoglosse au-dessous du processus lingual.

Nous résumerons les *formules hyobranchiales* des principaux ordres ou espèces de Reptiles dans le tableau suivant :

SAURIENS

<i>Lacerta.</i> — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr)	{	+ Prbr 1 — Br 1 + Br 2
<i>Scincus.</i> — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr)	{	— Prbr 1 (Hyh — Ceh + Cebr 2) — Br 1 + Br 2
<i>Iguana.</i> — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr)	{	+ Prbr 1 — Br 1 (Hyh — Ceh) + Br 2
<i>Varan.</i> — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr)	{	+ Prbr 1 (Hyh — Ceh) — Br 1
<i>Gecko.</i> — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr)	{	+ Prbr 1 (Hyh — Ceh) — Br 1
<i>Chamaeleo.</i> — Copule (pr. lin- gual + Bah + x Babr)	{	— Prbr 1 — Br 1

RHYNOCÉPHALES

Sphénodon. — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr) $\left\{ \begin{array}{l} - \text{Prbr 1 (Hyh — Ceh + ...)} \\ - \text{Br 1} \\ - \text{Br 2} \end{array} \right.$

CHÉLONIENS

Chelone. — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr) entoglosse $\left\{ \begin{array}{l} - \text{Prbr 1} \\ - \text{Br 1} \\ - \text{Br 2} \end{array} \right.$

Emyx. — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr) entoglosse $\left\{ \begin{array}{l} - \text{Prbr 1} \\ - \text{Br 1} \\ - \text{Br 2} \end{array} \right.$

Chelys. — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr) entoglosse $\left\{ \begin{array}{l} - \text{Br 1 (Hybr + Cebr — Epbr)} \\ - \text{Br 2 (Hybr + Cebr)} \end{array} \right.$

Testudo. — Copule (pr. lingual + Bah + x Babr) entoglosse $\left\{ \begin{array}{l} - \text{Br 1 (Hybr + Cebr — Epbr)} \\ - \text{Br 2} \end{array} \right.$

CROCODILIENS

Crocodilus. — Copule (Bah + x Babr) $\left\{ \begin{array}{l} - \text{Br 1} \end{array} \right.$

OPHIDIENS

Python. — Copule (Bah) $\left\{ \begin{array}{l} + \text{Prbr 1} \end{array} \right.$

Dans ce court tableau le signe + indique « homocontinuité » (Gaupp) entre les deux pièces supposées. Le signe — signifie « hétérocontinuité » (Gaupp) entre elles (articulation, syndesmosse, synchondrose), que ces pièces soient toutes deux cartilagineuses ou osseuses ou l'une osseuse et l'autre cartilagineuse.

Bien qu'il s'agisse d'individus adultes, dans ce tableau, dans tout ce paragraphe, *il n'a pas été tenu compte des modifications apportées par l'ossification* (car nous les examinerons plus loin). Contrairement aux conceptions de Jaekel (1925) nous tenons en effet l'ossification pour un processus secondaire à tous points de vue.

Quand nous désignons un arc simplement par son nom : Prbr 1 par exemple, cela ne préjuge pas de son degré d'extension mais veut dire qu'il n'est pas subdivisé ; il peut être cependant plus complètement développé qu'un arc homonyme dans lequel est indiqué une discontinuité.

Ce tableau nous montre la *réduction* progressive du squelette suivant l'ordre adopté (p. 13) ; cette réduction affecte alors de plus en plus les arcs postérieurs mais, parfois aussi en même temps, l'arc Prbr 1 (CROCODILIENS, CHÉLONIENS). Aussi peut-on dire qu'*aucun arc postmandibulaire n'est constant dans la classe des Reptiles*.

Copule mise à part, un arc ne compte jamais plus de deux segments (mais il reste entendu que l'un ou l'autre de ceux-ci peuvent comprendre plusieurs pièces originelles).

La copule (en dehors de ses subdivisions osseuses) est toujours *simple* mais chez les CHÉLONIENS s'y juxtapose un entoglosse.

*
* *

C. — OSSIFICATION DANS LE SQUELETTE HYOBANCHIAL DES REPTILES. — Nous avons déjà dit, on verra plus loin par des exemples, combien le squelette cartilagineux est variable dans le nombre de ses pièces définitives chez des Reptiles d'une même famille ou très voisins par la disposition générale de leur appareil viscéral. Cela quelquefois peut n'être qu'apparent et tient à ce que la séparation entre les pièces cartilagineuses d'un arc est

difficile à observer parce qu'elle est peu dessinée. Entre la parfaite continuité (homocontinuité) et la parfaite discontinuité (hétérocontinuité), rappelons que Gaupp croit utile de distinguer une homéocontinuité et il entend par là l'interposition entre deux segments cartilagineux, d'une mince zone de tissu, tissu cartilagineux jeune, dit-il, qui tient à la fois du conjonctif et du cartilagineux (demi-syndesmose, si l'on veut, état morphologiquement et fonctionnellement intermédiaire entre la parfaite continuité et la syn-

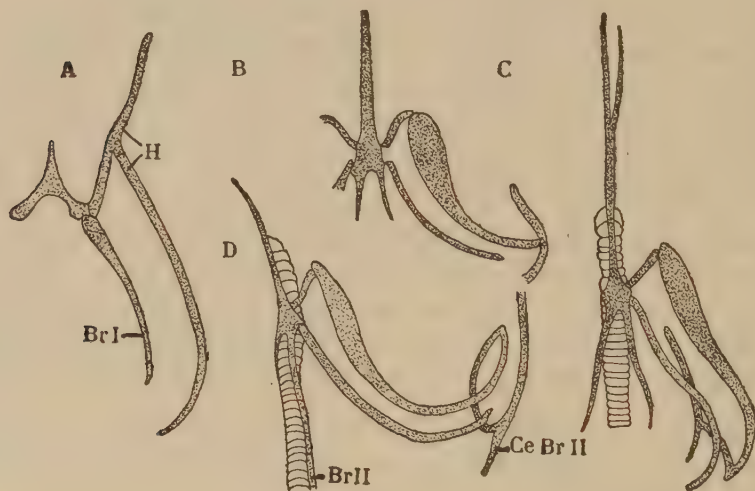


Fig. 67. — Appareil hyobranchial adulte, vues ventrales (Cuvier)

A. — *LACERTA MONITOR* (niloticus) ; proc. ant. de l'arc hyal très développé ; pas de Br 2.

B. — *SCINCUS*, le Br 2, soudé à l'arc hyal.

C. — *TUPINAMBIS TEGUIXIN* L ; rapport laryngo-trachéaux proc. lingual bifide (2) le br 2 soudé à l'arc hyal.

D. — *LACERTA* sp.

desmose). Cette difficulté d'observation peut expliquer des désaccords entre auteurs. Il est fort possible qu'il y ait aussi des variations de structure avec l'âge.

Les processus d'ossification offrent également de grandes différences d'une espèce à l'autre et d'un âge à l'autre chez l'adulte (Siebenrock, 1898). Il n'est pas aisé de les synthétiser. Ce sont sans doute les mêmes causes qui déterminent l'irrégularité de tous les

processus squelettogènes : la faible activité, la lente action des forces mécaniques sur les matériaux formateurs ; mais il faut faire intervenir aussi les nécessités physiques des pièces considérées ; les longs arcs des LACERTILIENS, souvent enroulés sur eux-mêmes comme des ressorts (fig. 67), demandent peut-être dans leur fonctionnement une souplesse, une élasticité que le tissu cartilagineux seul leur procure.

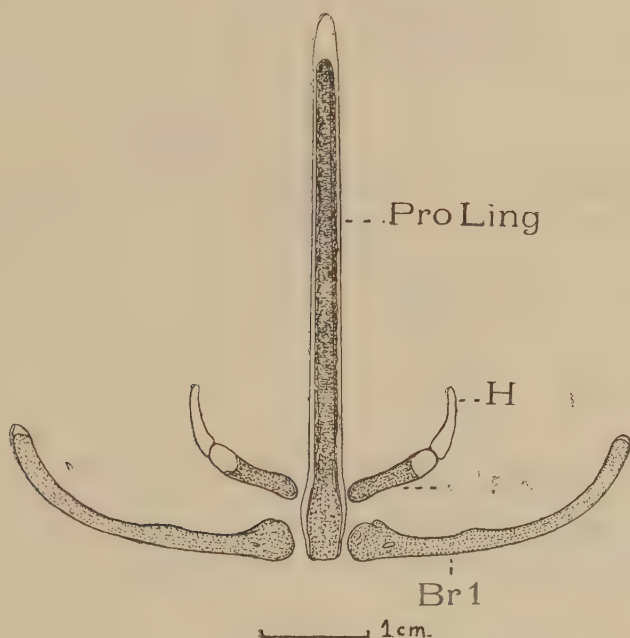


Fig. 68. — Appareil hyobranchial, de *CHAMÆLEO VULGARIS* Cuv., adulte ;
(méthode de Spalteholz)

En pointillé : l'os ; — en clair : le cartilage, vue dorsale. Le long processus lingual, malgré sa souplesse, est fortement coloré par l'alizarine.

Ce que nous pouvons dire en général peut se résumer en ceci : beaucoup de Reptiles (LACERTILIENS surtout) ne montrent qu'une discrète ossification arcuale et rien dans la copule (fig. 66).

Leur appareil est alors composé de parties aussi longues ou plus longues que chez d'autres espèces, mais est en général plus gracile (OPHIDIENS exceptés cependant).

Chez les autres (CHÉLONIENS surtout) l'ossification envahit davantage le squelette primordial ; Br 1 et la copule sont les segments les plus souvent ossifiés ; les extrémités dorsales des arcs,

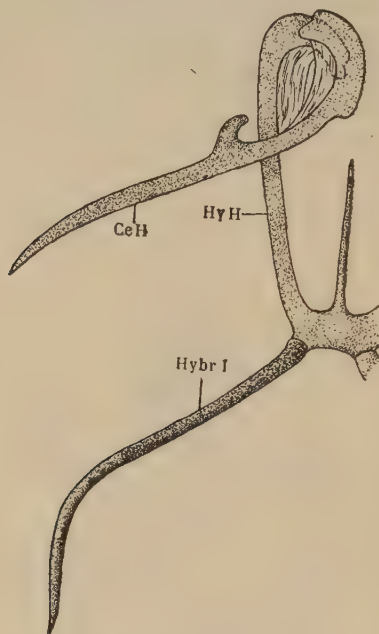


Fig. 69. — Appareil hyobranchial de *VARANUS NILOTICUS* L ; (préparé par dissection). Vue ventrale

En foncé : l'os, Br 1. Disposition spirale des deux pièces de l'arc hyal. Mêmes dispositions vues par nous chez *VARANUS SALVATOR* Laurenti. D'après Chaîne, l'arc hyal est entièrement osseux chez *VARANUS NEBULOSUS* Dm.

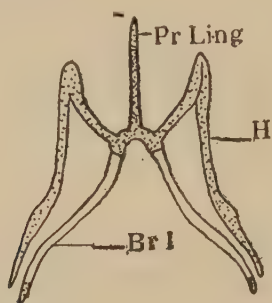


Fig. 70. — Appareil hyobranchial de *ANGUIS FRAGILIS* (Walter)

En clair : l'os (Br 1), pas de Br 2. — Disposition de passage vers le type ophidien.

la partie antérieure de la copule, le processus lingual, le cartilage entoglosse sont ceux qui persistent le plus souvent cartilagineux. On verra plus loin que la copule peut présenter jusqu'à 4 paires

de centres osseux (*Trionyx*) ; comme il n'y a que trois arcs au maximum de chaque côté, il est impossible de voir dans ces centres la réapparition d'une segmentation primitive.

Jamais l'appareil hyobranchial n'est totalement osseux.

Toutes ces variations spécifiques et d'autres qui seront signalées plus loin, ne nous paraissent pas avoir un grand intérêt, tant elles semblent désordonnées.

*
* *

D. — MODALITES DE L'APPAREIL HYOBRANCHIAL DES REPTILES. — Dans ce paragraphe nous ne ferons que détailler ce qui précède.

a) SAURIENS. — La plupart se distinguent des autres ordres par les caractères principaux suivants : le nombre plus élevé des arcs (3), leur longueur (fig. 67), celle du processus lingual (fig. 68), la petitesse de la copule (fig. 68) et la faiblesse des processus d'ossification (fig. 68 et 69).

Mais un appareil aussi dégénéré et réduit à un rôle aussi local est mis à l'arrière plan dans la classification des espèces ; c'est pourquoi on ne saurait s'étonner de trouver des SAURIENS très diversement construits quant aux éléments qui nous occupent. *Chamaeleo* par exemple ne ressemble pas plus à un *Lacerta*, par ses arcs, qu'un LACERTILIEN à un CHÉLONIEN (fig. 68) ; *Anguis* est un SAURIEN typique, sauf cependant par la perte de Br 2 (fig. 70) ; il forme ainsi transition entre SAURIENS et OPHIDIENS. Chez *Gecko* aussi, il y a perte de Br 2. Enfin, *Uromastix* n'est à signaler comme légèrement dysharmonique que par une plus grande largeur copulaire (fig. 71) et par son processus antérieur de l'arc hyal ; celui-ci homocontinu avec Hyh et Ceh ; homo ou hétérocontinu ce processus est toujours une néoformation et cette disposition est donc une adaptation secondaire.

Quelque attention doit être portée sur l'orientation des arcs, orientation qui d'ailleurs (*Chamaeleo*, fig. 68, mis à part) a les mêmes caractères chez tous les Reptiles, mais est ici d'autant plus nette que les arcs sont plus étendus : ceux-ci sont dans leur ensemble fuyants en arrière, en dehors et en haut (fig. 67), très oblique-

ment implantés sur la copule ; il semble que celle-ci ait été tirée en avant ou bien que, par suite de l'allongement de la région cervicale, les extrémités dorsales des arcs aient été entraînées en arrière ; cette dernière impression nous semble juste car au début de

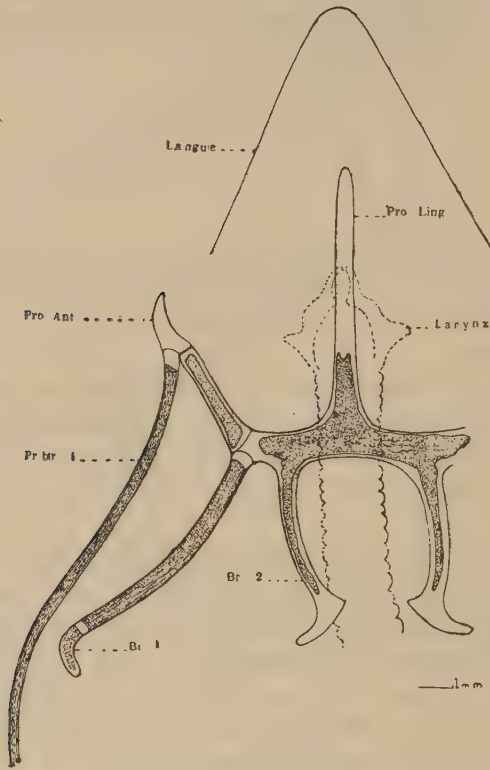


Fig. 71. — Appareil hyobranchial et laryngotrachéal d'*Uromastix hardwicki* Gray adulte ; vue ventrale (méthode de Spalteholz).

Os en gris, cartilage en clair. — L'extrémité dorsale de l'arc hyal n'est pas représentée. Fait non signalé jusqu'à présent, le processus antérieur est hétérocontinué avec Hyh et Ceh.

leur développement, comme Kallius l'a montré (1901), les arcs sont plus transversaux (fig. 65). Cependant, dans la plupart des figures (fig. 67), on voit la partie ventrale de l'arc hyal dirigée non pas en arrière mais très en avant ; il faut donc admettre, outre l'explication plus générale précédente, que deux forces contraires

ont agi simultanément ou successivement sur deux parties différentes de cet arc et que le squelette, éminemment plastique avons-nous déjà dit, y a passivement obéi. La double orientation de l'arc hyal s'accompagne fréquemment d'une subdivision (fig. 69 (Hyh et Ceh) mais quand il y a homocontinuité, on voit souvent, à l'angle aigu de l'arc, un *prolongement antérieur* très marqué (fig. 70, 71).

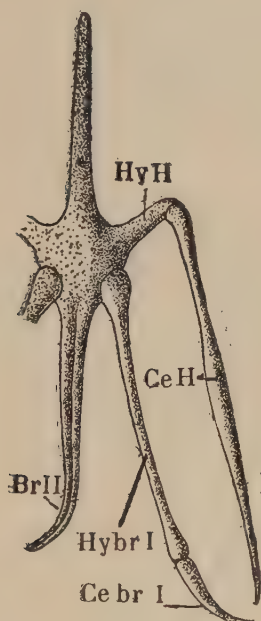


Fig. 72. — Appareil hyobranchial de IGUANA TUBERCULATA adulte (préparé par dissection)

Rapprochement intime des arcs Br 2

L'obliquité des arcs augmente en général d'avant en arrière et parfois au point que les plus caudaux sont susceptibles de devenir sagittaux (fig. 71) et, si la copule est étroite, de s'accoler l'un à l'autre en figurant un processus urocopulaire ou urostyle ou *copulostyle* (nous rejetons le terme de urohyoïdien et encore plus celui de urohyal) (fig. 72).

La *forme des arcs* est assez variable. Gaupp a proposé pour les prolongements copulaires arcuaux des Tétrapodes le nom de *Corne* ((*cornu*) : corne hyale, corne branchiale 1, corne branchiale 2, etc. ;

on dit aussi, depuis longtemps, corne antérieure, corne intermédiaire ou moyenne, corne postérieure, de façon à supprimer tout danger d'interprétation dans la désignation. Si l'on adjoint au mot corne un qualificatif interprétatif, nous n'en voyons pas la supériorité sur le terme arc ; car les cornes sont, sans aucun doute possible, des arcs puisqu'on les voit se former dans le blastème intertrématique. En tant qu'image, corne n'est pas critiquable ici (LACERTILIENS), que ces cornes soient courtes ou longues, recourbées (fig. 67), enroulées (fig. 69). Mais cette image n'est plus juste quand il persiste (*Sphénodon*) une continuité entre la copule et le squelette axial (chez les Mammifères, souvent aussi pour l'arc hyal). De même Gaupp préfère le mot *corps* (*corpus*) (sous-étendu copulaire) à copule, mais ce dernier n'a-t-il pas perdu sa précision depuis qu'on a créé les termes de basihyal, basibranchial ?

A propos de la forme des arcs, nous avons déjà parlé du processus antérieur que pouvait présenter l'arc hyal à la réunion de ses deux parties (Hyh et Ceh) avec lesquelles il est normalement homocontinu (fig. 67 A) mais que nous avons trouvé hétérocontinu chez *Uromastix* (fig. 71) Hyh est très mince comme pour donner plus d'élasticité au reste de cet arc ; Ceh au contraire est plus épais et présente souvent un ou deux élargissements marqués (fig. 66).

L'arc hyal est chez les SAURIENS le plus long, le plus contourné et, par ses différents processus, le plus ornémenté de tous ; mais il peut s'allonger non seulement par ses propres possibilités ontogénétiques mais aussi, sans que nous puissions en trouver la raison, en se soudant à une partie détachée de Br 2 (certains anciens auteurs disaient à Epbr 1 ; mais ce n'est pas l'avis de Gaupp) ; Rice (1920) chez *Scincus* démontre aussi qu'il s'agit de Br 2, sans qu'on puisse d'ailleurs préciser la pièce (Cabr 2 ou Epbr 2) de cet arc. Cette partie disjointe de Br 2 se chondrifie isolément, semble se déplacer, se met au contact de Prbr 1 puis s'unit à lui. Dans les images C et D de la fig. 67 prises à Cuvier, il est vraisemblable que Prbr 1 ait annexé, là aussi, un segment de Br 2. Il y aurait encore à faire des recherches sur ces points et à expliquer le déplacement (peut-être le non-déplacement) de ce segment de Br 2. Nous n'avons pas eu les documents nécessaires. Il est possible que cette intrication d'arcs soit le résultat de nécessités d'architecture musculaire ; que la partie (fig. 67 D) qui unit Prbr 1 au seg-

ment de Br 2, partie de direction presque transversale, soit analogue à ce qu'on appelle commissure terminale chez les Amphibiens (fig. 45 et 47) ; mais cela est pure hypothèse.

Le nombre des arcs, plus élevé chez les LACERTILIENS que chez les autres Reptiles, dépend peut-être de raisons fonctionnelles, mais, à notre avis, tient surtout, ce qui ne contredit pas, à une moindre évolution de l'appareil branchial ; chez les autres SAURIENS, *Gecko*, *Anguis*, par la perte de Br 2, sont des formes de transition vers les OPHIDIENS. *Chamaeleo* est dépourvu non seulement de Br 2 mais son arc Prbr 1 est très atrophié ; sa copule est extrêmement réduite ; il n'a, des LACERTILIENS, que son long processus lingual. Il est à placer tout à fait à part.

La longueur des arcs semble tenir également à une moindre évolution des SAURIENS. Tous les auteurs disent que la longueur des arcs et surtout celle de l'arc hyal est fonction de la mobilité, vivacité et protractilité de la langue. La plupart des LACERTILIENS ont ces caractères fonctionnels et morphologiques (les OPHIDIENS et RHYNCOCÉPHALES aussi) et s'opposent nettement en cela aux CHÉLONIENS et CROCODYLIENS. Mais il est certain que le caractère de protractilité de la langue peut s'accorder avec une architecture branchiale très différente, car, de tous les Reptiles, le plus doué à ce sujet est le *Chamaeleo* (fig. 68) ; sa langue gluante peut se projeter en avant d'une longueur égale à celle du corps de l'animal ; c'est dans la structure des tissus linguaux, leur extrême élasticité, qu'il faut chercher ici le pourquoi de ses aptitudes,

Les seuls caractères morphologiques qui semblent accompagner constamment la mobilité et la longueur de la langue, c'est, d'une part, la gracilité d'ensemble de l'appareil branchial, la petitesse de la copule ; nous aurions ajouté volontiers la longueur du processus lingual s'il n'y avait les OPHIDIENS pour nos démentir.

La subdivision des arcs, avons-nous dit, est très faible et variable (p. 185) quand elle existe. Ce n'est que pour des raisons topographiques qu'on dit que telle pièce correspond à Hy ou Ce ou Ep h ou br). L'épiphyse cartilagineuse située à l'extrémité dorsale d'un arc ossifié ne doit être considéré comme équivalent forcément à un Epbr que s'il y a hétérocontinuité, c'est-à-dire interposition de tissu fibreux. L'homocontinuité entre les pièces d'un arc (assez long pour qu'on puisse y supposer théoriquement plusieurs pièces primitives) est acquise ontogénétiquement ou, supposition personnelle,

phylogénétiquement. Malgré ce que nous venons de dire, il n'est pas défendu de supposer dans un arc court la présence virtuelle de plusieurs pièces primitives : Prbr 1 de *Chamaeleo*, bien que très réduit, présente des pièces (Hyh — Ceh) (fig. 68).

Chez les SAURIENS, l'arc hyal est très souvent homo (ou homéo) continu avec la copule et Br 1 hétérocontinu. La persistance de l'hétérocontinuité ou l'acquisition de l'homocontinuité nous semblent dues à des causes fonctionnelles et aussi à la réduction de volume, à la faiblesse d'ossification de l'appareil hyobranchial. Un seul arc peut avoir des parties plus que discontinues : disjointes, c'est

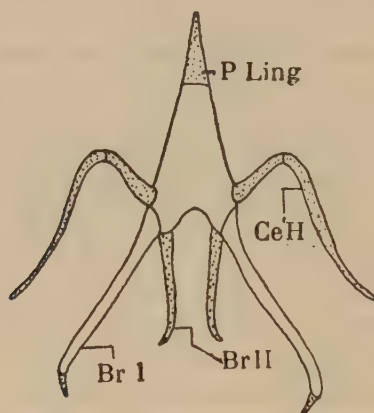


Fig. 73. — Appareil hyobranchial de SPHENODON PUNCTATUM adulte (Osawa)

Le Ceh se prolongerait jusqu'au neurocrâne.

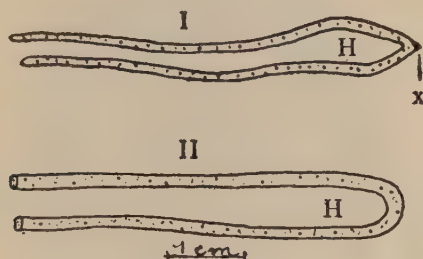
En clair : l'os.

Prbr 1 chez le *Varan* (fig. 69) ; dans la fig. 66 les deux pièces de l'arc Br 2, quoique très distantes, ne sont pas désaxées, tandis que dans la fig. 67 elles ont perdu tout rapport.

L'ossification chez les SAURIENS, à l'exception de *Chamaeleo* (fig. 68) n'affecte que Br 1. Chez beaucoup le squelette de la région reste entièrement cartilagineux (fig. 69) et il est possible que cette structure jointe à la gracilité de l'appareil donne plus de souplesse et de vivacité aux mouvements linguaux.

B) Chez les RHYNOCÉPHALES, c'est-à-dire chez *Sphenodon*, les arcs sont plus courts (sauf Prbr 1), la copule plus large, le processus lingual moins effilé. Prbr 1, Br 1, Br 2 sont hétérocontinus avec la copule, celle-ci et Br 1 sont en grande partie ossifiés. Nous ne voyons qu'une faible différence entre l'appareil hyobranchial de cet animal et celui de la majorité des SAURIENS.

Cependant l'arc hyal a ici un caractère unique parmi les Reptiles, il est complet et garde toute la vie ses connections avec la région otique, c'est-à-dire la columelle (Gaupp, 1898, Wyeth, 1924). Mais, bien que complet, cet arc ne présente qu'une division séparant un Hyh d'une pièce dorsale plus longue que l'on appelle Ceh, quoique elle soit susceptible de correspondre à plus que cela (p. 188).



II. — Appareil hyoïdien (H) de PYTHON RÉTICULATUS Schneider, ossifié. La pointe représenterait un Bah.

II. — Appareil hyoïdien (H) de PYTHON RÉTICULATUS Schneider, ossifié. Des branches ont été sectionnées.

Ajoutons que chez l'embryon, Osawa (1898) trouve une articulation entre Hyh et Ceh ; plus tard elle disparaîtrait ; mais dans la vieillesse elle pourrait reparaitre ; de même Hyh pourrait dégénérer et être remplacé par du tissu ligamenteux. Mais sont-ce là des états successifs ? Ne pourrait-on pas être en présence de variations individuelles ?

De même Osawa (1898), Schauinsland (1901) disent que l'arc hyal est hétérocontinus avec la copule ; Gegenbaur (1898), indique, au contraire une homocontinuité. Là encore, du fait de variations individuelles possibles, tous peuvent avoir raison. Nous pourrions répéter ces mêmes désaccords ou ces mêmes variantes à propos de bien de Reptiles.

c) Les OPHIDIENS nous apparaissent comme une spécialisation extrême des SAURIENS ; chez ces derniers, *Anguis* est une forme de transition (fig. 70). L'appareil hyobranchial totalement osseux, est

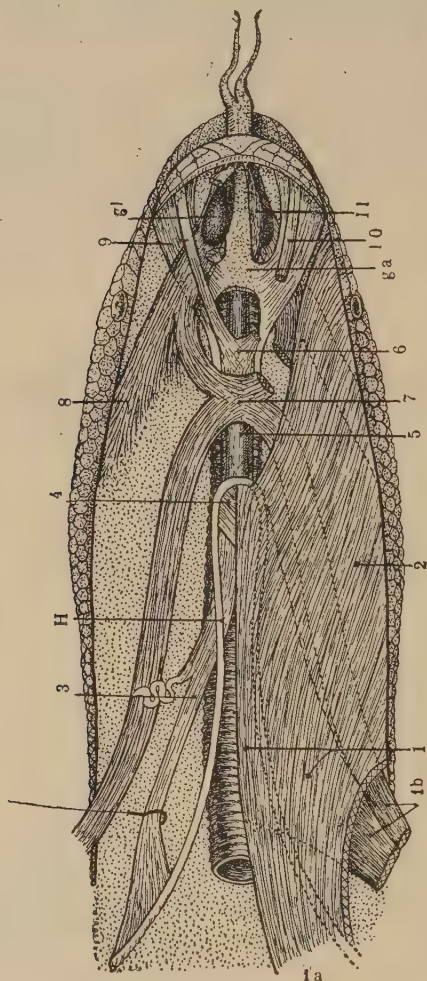


Fig. 75. — PITHON RETICULATUS Schneider

Face ventrale de l'extrémité céphalique montrant l'appareil hyoïdien en place, bien en arrière de la langue et du larynx.

réduit à un fil recourbé en $\cap$ correspondant aux arcs hyaux (Rathke, 1839, cité par Gaupp), très entraînés en arrière et homocontinus avec un reste copulaire, aussi ténu, qu'on peut appeler Bah

(fig. 74 II) ; chez l'embryon on observe des traces fugaces précartilagineuses de Br 1 (Rathke). Chez *Vipera*, *Tropidonotus*, il y a un rudiment de processus lingual (fig. 74 I) (Gaupp, 1905).

D'où vient cette réduction générale ? Chez les SERPENTS la langue est extrêmement mobile et protractile (fig. 75), mais ce n'est

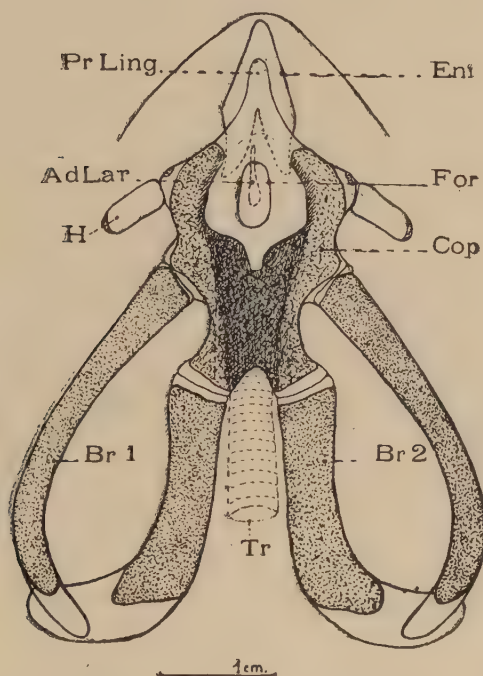


Fig. 76. — Appareil hyobranchial d'EMYS SCRIPTA Schoel, adulte, vue dorsale (méthode de Spalteholz)

En pointillé : l'os en clair, le cartilage. Contour de la langue, de l'aditus laryngé et de la trachée. La copule dans sa partie cartilagineuse est perforée d'un large foramen (bord gauche ossifié).

pas un organe préhensile ; il est purement sensoriel et, comparativement aux SAURIENS, régressé.

Il faut insister sur la *diminution extraordinaire de l'appareil branchial des OPHIDIENS*. Nous n'en rencontrerons aucun autre exemple chez les Vertébrés. Ici le terme de « appareil hyoïdien » est vraiment justifié, celui de hyobranchial est exagéré.

d) Les CHÉLONIENS montrent un type assez différent des précédents : dans son ensemble, l'appareil hyobranchial est plus lourd et massif (fig. 76), la copule est large avec un processus lingual réduit ou inexistant mais suppléé par une pièce nouvelle intra-linguale, un peu plus ventrale : l'*entoglosse*. La langue est courte,

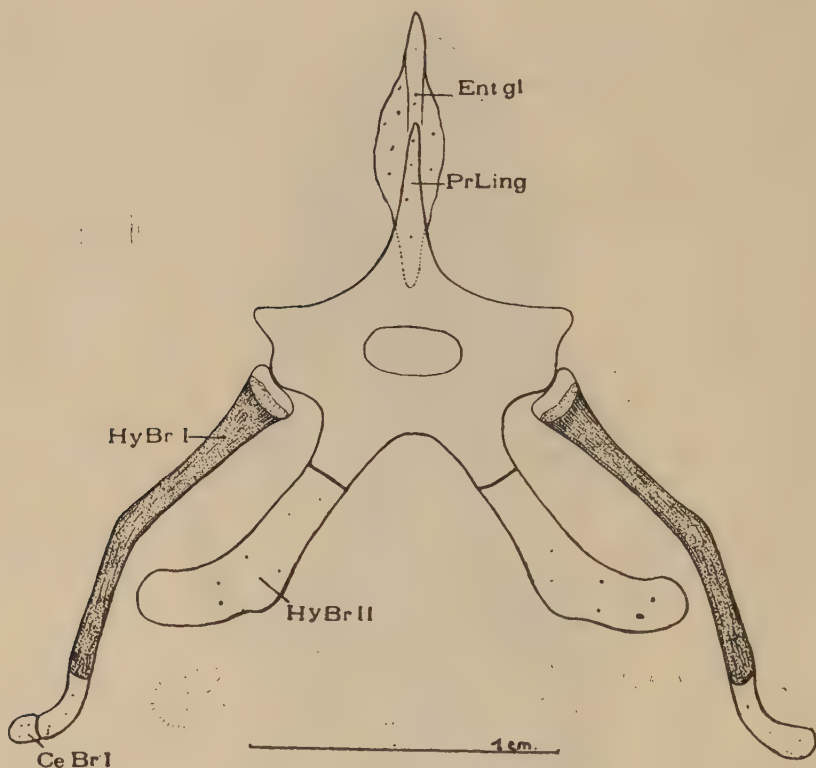


Fig. 77. — Appareil hyobranchial de *Testudo graeca* adulte, vue dorsale (méthode de Spalteholz).

Os en gris, cartilage en clair ; pas d'arc hyal, corps fenêtré, cartilage entoglosse, dont la pointe médiane surélevée prolonge le processus lingual.

large, peu charnue, peu mobile, non protractile. Les arcs (Br 1 et Br 2) ne sont pas longs mais assez épais et méritent bien parfois le nom de cornes. Les processus d'ossification y sont, comme dans la copule, assez actifs. L'arc hyal est très rudimentaire (fig. 76) ou même absent (fig. 77).

Nous allons insister sur quelques-uns de ces caractères principaux.

La *copule* est large chez *Testudo*, *Chelone midas* (fig. 77 et 78) ; plus allongée chez *Clemmyx*, *Chelys*, *Trionyx*, etc. (fig. 79,80) ;

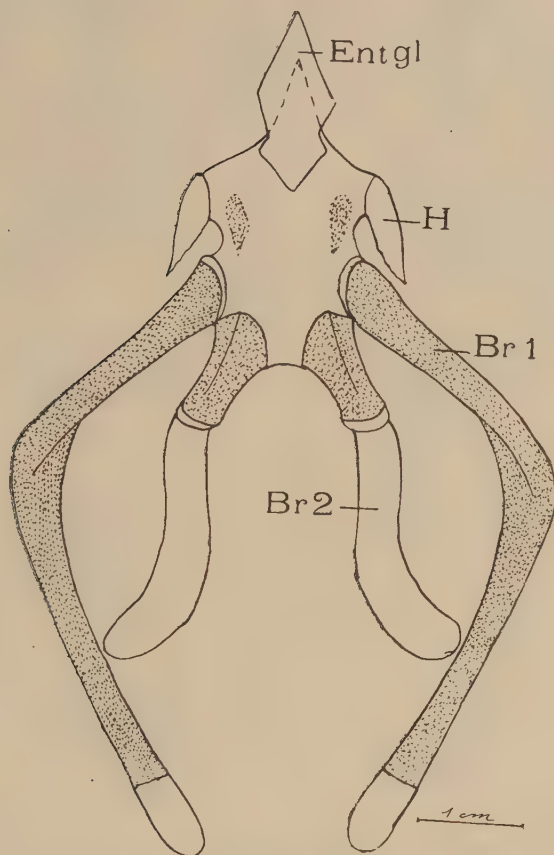


Fig. 78. — Appareil hyobranchial de *Chelone midas* adulte, vue ventrale (Méthode de Spalteholz).

Os en gris, cartilage en clair. — 4 centres osseux copulaires.

elle était très étroite chez les SAURIENS sauf *Uromastix* ; nous la retrouverons très large chez *Crocodilus*. A quoi tiennent ces variantes ? Une pièce squelettique est déterminée morphologiquement non seulement par son substratum primordial, c'est-à-dire

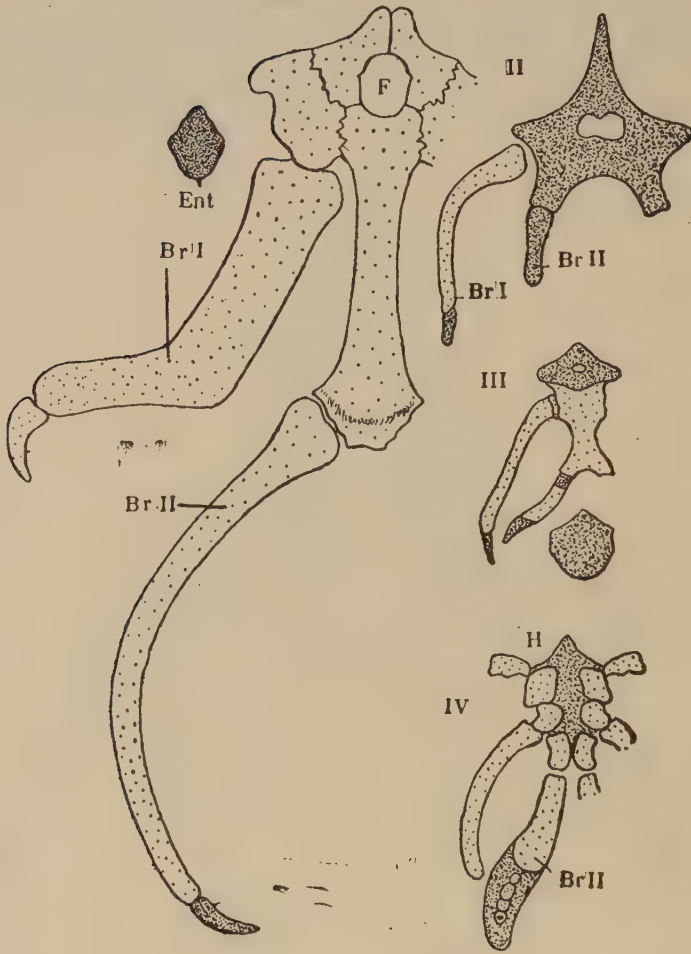


Fig. 79. — Appareil hyobranchial de CHELONIENS adultes, vues ventrales (Hoffmann).

Os en clair.

1. — *CHELYS FIMBRIATA* ; 5 centres osseux copulaires ; foramen copulaire (F) ; cartilage entoglosse représenté à part (de même dans la fig. 4).
2. — *Testudo graeca* ; foramen copulaire ; entoglosse non représenté (de même dans la figure suivante).
3. — *Chelemys victoria* ; foramen copulaire.
4. — *Trionyx chinensis* ; 6 centres copulaires ; rudiment hyal.

les matériaux formateurs hérités, par les forces mécaniques qui agissent sur elle, mais surtout par des conditions topographiques : la place que lui laissent pour son propre développement les orga-

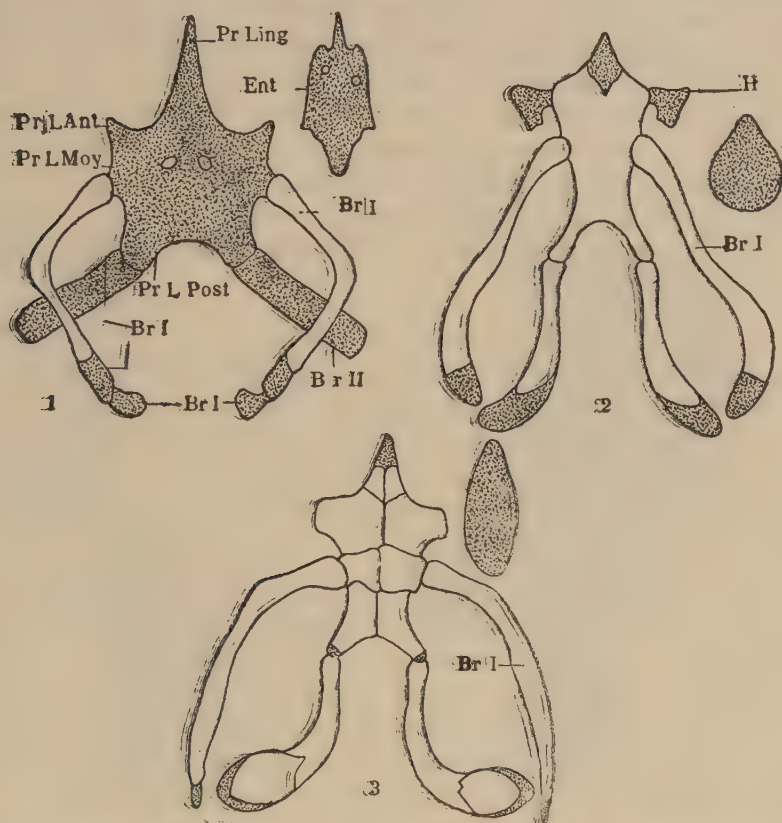


Fig. 80. — Appareil hyobranchial de CHELONIENS adultes
vues ventrales (Siebenrock)

Le cartilage entoglosse est représenté à part (Ent.). Os en clair.

1. — *Testudo pardalis* ; dans le corps et dans l'entoglosse ; foramina.
2. — *Clemmys caspica* ; rudiment de corne hyale.
3. — *Trionyx cartilagineux*. Bood. ; 8 centres osseux copulaires.

nes mous voisins (Augier, 1931). Ici la forme de la copule, tantôt large, tantôt étroite, sera en rapport avec celle de la région pharyngienne. Autrement dit, il y a une architecture hyobranchiale qui ne

dépend pas uniquement des fonctions de cet appareil mais du mode d'architecture de la région où il se trouve ; elle-même subordonnée au mode de construction de toute l'extrémité céphalique.

Souvent, chez les CHÉLONIENS, cette copule très large est *fenêtrée* ; suivant les idées du même auteur, d'accord avec Weidenreich, ces lacunes (cartilagineuses ou osseuses) indiquent une inaction locale des forces mécaniques ; c'est au fond la même explication que celle des cavités intra-osseuses (Weidenreich, Augier, 1931). Ici, la copule est trop large pour le peu de forces qu'elle a à supporter ; elle est topographiquement large ; elle est fonctionnellement fenêtrée. Cette explication nous fait rejeter l'hypothèse qui verrait dans ces hiatus une trace de subdivision copulaire primitive.

La copule des CHÉLONIENS présente souvent des *processus* (antérieur, moyen, postérieur) latéraux qui s'avancent vers les arcs (fig. 76) ; la même idée générale nous conduit à voir en eux une simple extension de la copule, extension qui n'a qu'une cause topographique ; et nous rejetons l'idée que ces prolongements pourraient être des pièces arcuales primitives qui, secondairement, se seraient unies à la copule.

Le *cartilage entoglosse* est une néoformation impaire propre aux CHÉLONIENS. On ne peut pas le considérer comme dérivé directement du processus lingual, car quoique réduit, celui-ci coexiste souvent et est alors plus dorsal ; d'après Kallius l'entoglosse naît dans la partie postérieure (tuberculum impair) de la langue ; il est donc difficile de le rapprocher du paraglosse des *Oiseaux*, lequel est très antérieur et de plus dorsal au processus lingual.

L'*arc Br 1* chez les CHÉLONIENS est devenu le plus important ; en raison de l'atrophie ou de l'absence de *Prbr 1*, il supporte presque tous les muscles linguaux.

Aucun arc ne montre de trace nette de *subdivision* en *Hybr* et *Cebr* ; mais ils montrent fréquemment à leur extrémité dorsale une petite pièce cartilagineuse (fig. 76) ou osseuse (fig. 79 I) répondant peut-être à un *Epbr*. De plus, les arcs sont toujours hétérocontinus avec la copule et parfois (*Br 1* surtout) bien articulés avec elle.

La *réduction de l'arc hyal* s'observe dès l'embryon ; jamais cet arc n'atteint chez les CHÉLONIENS la région otique (Kunkel, Gaupp).

Le degré d'ossification est variable ; *Testudo* rappelle certains SAURIENS (fig. 77) ; seul l'arc Br 1 y est ossifié ; chez *Chelone* la copule seule est osseuse (fig. 78) ; l'ossification est arcuale et copulaire chez *Clemmys*, *Chelemys*, *Chelys*, *Trionyx*, *Chitra*, *Pelochelys* (Siebenrock, Boulanger, cités par Gaupp). On voit des arcs totalement osseux (Br 1, fig. 79 I) ou ne gardant qu'une petite épiphyse dorsale (Br 2, fig. 79, I, II, IV) et ventrale (fig. 76) cartilagineuse.

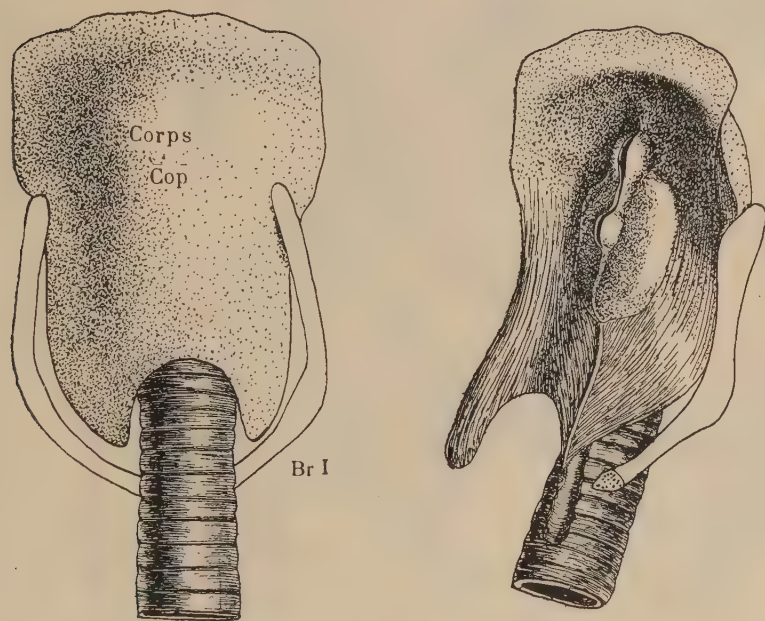


Fig. 81. — Appareil hyobranchial et trachée chez *CROCODILUS CATAPHRACTUS*

A. — Vue ventrale.

B. — Le même, vue latéro-dorsale avec larynx. Br 1 osseux.

La copule, d'après Siebenrock, s'ossifie partiellement ou totalement par un centre impair (*Sterotypus salvini*, Gray) qui s'étend à tout le corps sauf son bord antérieur ; ou bien par deux paires de centres (antérieure et moyenne) qui n'envahissent pas la région antérieure (*Chelone imbricata* L.) ou bien par quatre paires de centres (postérieure, moyenne, antérieure et dans la base du processus lingual) (*Trionyx*, *Chitra*, *Pelochelys*, fig. 79 et 80). Sieben-

rock insiste sur la difficulté de bien préciser l'ostéologie de tous ces animaux parce que l'ossification y est lente et semble se poursuivre longtemps chez l'adulte ; en un mot, il faudrait tenir compte de l'âge de l'animal, même adulte.

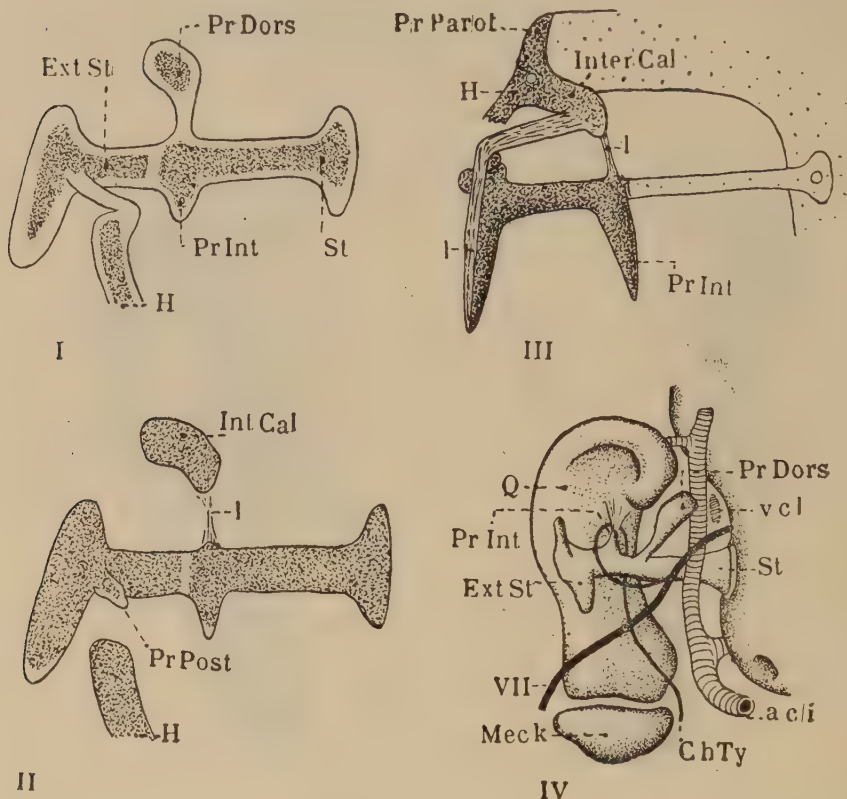


Fig. 82. — Développement de la columelle chez LACERTA

I, II, III, d'après Versluys ; IV, d'après Goodrich.

I, II. Embryons. Apparition et extension des centres cartilagineux.

III. Adulte : os en clair : 1. Ligament.

IV. Reconstruction de la région paraotique du chondrocrâne, vue postérieure ; rapports vasculo-nerveux.

e) CROCODYLIENS. — *Crocodylus cataphractus* Cuv. nous montre un appareil hyobranchial qui, dans son ensemble, paraît un dérivé réduit du précédent ; il y a une large copule sans processus lin-

gual, sans entoglosse adjacent, ventrale au larynx, peu et tardivement ossifiée ; lui est articulé un seul arc Br 1 très incliné en arrière, assez court, ossifié sauf son extrémité dorsale (Cuvier) (fig. 81).

En résumé : Nous pouvons, d'après ce qui précède n'envisageant que l'appareil hyobranchial, grouper les Reptiles non plus

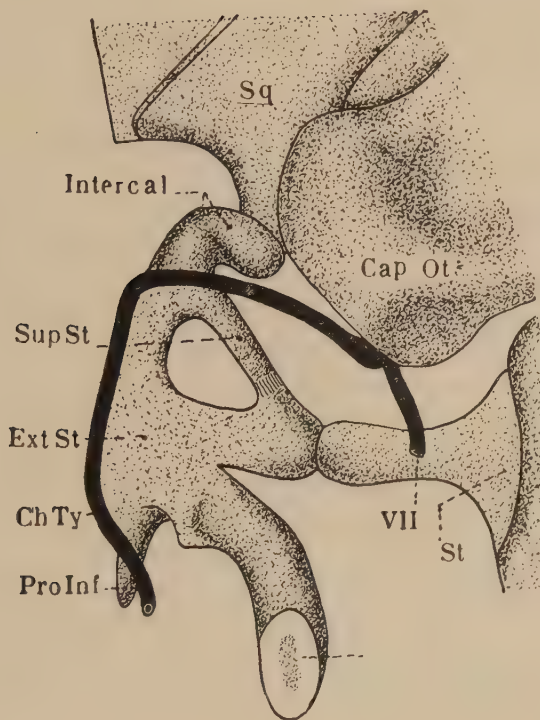


Fig. 83. — Continuité de l'arc hyal avec la columelle chez un embryon de Sphénodon (Wyeth), vue postérieure.

L'intercalaire est en train de se séparer du processus dorsal (Suprastapes) et ce dernier lui-même se disjoint de l'extracolumelle.

suivant l'ordre de Gaupp (1905), ordre basé sur la diminution progressive des arcs, mais suivant un ordre établi en considérant et les arcs et la copule : les SAURIENS, les RHYNOCÉPHALES, les OPHIDIENS sont à placer dans un groupe ; les CHÉLONIENS, les CROCODYLIENS dans un autre. Les OPHIDIENS représentent les plus spécialisés

du premier ; les CROCODILIENS les plus spécialisés, c'est-à-dire évolués du second. Cette évolution se traduit par la régression du squelette hyobranchial.

Tandis que chez les CROCODILIENS la régression atteint les arcs mais non la copule, chez les OPHIDIENS elle atteint les deux et est portée au maximum de ce qu'elle sera chez les Vertébrés.

*
* *

E. — ARC HYAL ET COLUMELLE

La continuité de la columelle avec l'arc hyal chez l'embryon des Reptiles est plus nette que chez les Amphibiens. La columelle est d'abord représentée par une seule ébauche mésenchymateuse étendue transversalement de la fenêtre vestibulaire au tympan et, près de son extrémité externe, est continu avec l'arc hyal. Entre autres détails, cette ébauche montre à sa partie moyenne un *processus dorsal* (plus tard *intercalaire*) dont l'extrémité supérieure s'intercale entre la capsule otique et le carré. Dans la totalité de cette ébauche hyale apparaissent 5 centres de chondrification : un pour Hyh, un très étendu pour Ceh, dans l'extrémité externe (extrastapes), un dans le processus dorsal (suprastapes), un dans l'extrémité interne (stapes) de la columelle (Hopkins, 1903) (fig. 82).

D'après la conception de Schmalhausen (1923) (voir fig. 63 et le texte) ces trois centres peuvent être interprétés comme homologues de Hmd, su et inPhH des Poissons. Les rapports du nerf VII et de la vena capitis lateralis avec ces formations chez les Reptiles et chez les Poissons sont favorables à cette interprétation (Goodrich, 1931) (fig. 82 IV, 63 et 64).

Wyeth (1924) après avoir soigneusement étudié le développement de *Sphénodon*, conclut que la columelle (y compris une grande partie sinon la totalité du stapes) est d'origine hyale ; le processus dorsal naît comme une excroissance (tardive) de la tige columellaire (fig. 84). Avec Gaupp et beaucoup d'autres auteurs il considère la tige columellaire (et le stapes) comme homologue de Hmd des Poissons.

Bender (1911) chez *Testudo graeca*, Bender, L.-W. Smith (1914) chez *Chrysemis marginata*, concluent de même que toute la columelle est d'origine hyale.

Cette interprétation n'est pas celle de bien des auteurs qui voient dans le stapes des Reptiles (et des Mammifères) une néoformation d'origine otique (otostapes) Hoffmann, Parker, Fuchs, Okajima, Noack, Kunkel, cités par L.-W. Smith 1914, Goodrich (1931).

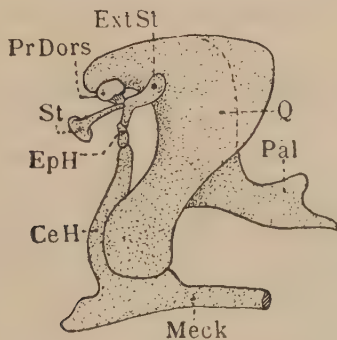


Fig. 84. — Vues de l'extrémité dorsale des arcs hyal et mandibulaire droits
Embryon de CROCODILE, d'après Parker

En somme, il reste au moins indiscuté, sauf Noack pour qui toute la columelle est d'origine otique, qu'une partie distale de la columelle est d'origine hyale ; à côté de ce fait beaucoup, depuis Reichert, étendent l'arc hyal jusqu'à la fenêtre vestibulaire ; d'autres, avec Gaupp, homologuent cette extrémité à Hmd des Poissons ; enfin Schmalhausen et même Goodrich vont plus loin et y englobent le processus dorsal ; l'arc hyal se termine en fourche dont les branches sont comparables à celles de l'arc hyal de l'embryon d'*Acipenser*, à celles d'un arc Br d'un TÉLÉOSTOME adulte (fig. 63 et 64).

Sphénodon est le seul Reptile chez lequel l'arc hyal reste continu avec la columelle toute la vie. Chez les autres, il y a au cours de l'ontogénèse désunion plus ou moins marquée (SAURIENS, OPHIDIENS) et parfois atrophie presque complète de l'arc hyal (CHÉLONIENS). Enfin, comme chez certains Amphibiens, l'arc, après

s'être désuni, peut acquérir des connexions *secondaires* (*Gecko*, *Crocodylus*) ; chez *Crocodylus* l'arc va disparaître complètement ; cependant, temporairement, chez l'embryon, son tiers supérieur persiste plus longtemps, se soudant par son extrémité ventrale à l'extrémité postérieure du cartilage de Meckel et plus haut s'appliquant contre le Carré (fig. 84).

*
**

F. — ARCS BR ET LARYNX

Chez les **Reptiles**, le larynx a avec l'appareil hyobranchial des *rapports* plus intimes que chez les **Amphibiens**, mais ces rapports sont secondaires : primairement en effet l'aditus laryngé apparaît immédiatement en arrière du copulostyle (fig. de dével. chez *Lacerta*) comme chez les **Amphibiens** ; mais, secondairement, il se déplace cranialement au point de venir se placer dorsalement à la copule, près de la base du processus lingual. Il en est ainsi par exemple chez *Emys scripta* (CHÉLONIEN) où le corps copulaire forme une sorte de plastron ventral protecteur non seulement des cartilages laryngés mais aussi d'une partie de la trachée ; l'os bourgeonne sur les flancs de ces organes qui semblent ainsi s'être creusés une gouttière dans la copule (fig. 76). Larynx et copule sont unis ligamenteusement mais il n'y a pas fusion entre leurs éléments. Chez *Uromastix* (LACERTILIEN) la situation du larynx est la même mais les rapports entre lui et la copule sont moins évidents à cause du moindre développement de celle-ci (fig. 71) ; par contre, les arcs Br 2 se recourbent vers la ligne médiane, s'élargissent à leur extrémité et s'unissent ligamenteusement avec la trachée comme se comportent les processus thyreoïdei (Br 2 pour Gaupp) des **ANOURES**, vis-à-vis du cricoïde (fig. 61).

En résumé : il y a une grande diversité dans la régression des arcs chez les **Reptiles**. Aucun arc postmandibulaire n'est constant chez eux et lorsqu'ils disparaissent ils ne semblent pas être réemployés (dans le larynx par exemple) ; seule, comme chez les **Amphibiens**, l'extrémité dorsale de l'arc hyal, quoique disjointe en général, persiste toujours sous forme de squelette columellaire.

CHAPITRE VI

GNATHOSTOMES PULMONES AERIENS

2° Appareil hyobranchial des Oiseaux

L'appareil hyobranchial des Oiseaux se rapproche beaucoup de celui de certains Reptiles (CROCODILIENS) (Verluys) par sa composition et sa simplicité. Très uniforme dans ses caractères principaux, il est constitué d'une paire d'arcs bien développée et d'une copule allongée à laquelle se surajoute en avant une pièce inguale spéciale, le paraglosse.

Rappelons brièvement la classification des espèces dont nous aurons à nous servir :

En dehors de la sous-classe des ARCHAEORNITHES, fossiles éteints, les Oiseaux actuels ou NÉORNITHES, très abondamment représentés, comprennent deux divisions principales : les RATITÉS (*Struthio* ou Autruche, *Rhea*, *Casuarus* ou Casoar, *Dromaeus* ou Emeu et les CARINÉS). Ces derniers incluent la majorité des espèces et se décomposent en un grand nombre d'ordres :

Les CICONIFORMES (*Ciconia* ou Cigogne, *Ibis* ou *Thieshiornis*, *Platalea* ou Spatule, *Pelecanus* ou Pélican, *Graculus* ou Carbot, *Phalacrocorax* ou Cormoran, *Ardea* ou Héron, *Phoenicopterus* ou Flamant) ;

Les ANSERIFORMES (*Anas* ou Canard, *Choenopis*) ;

Les FALCONIFORMES (*Falco*, *Vultur*, *Aquila*, *Cathartes*, *Ketupa*) ;

Les GALLIFORMES (*Gallus*, *Meleagris* ou Dindon) ;

Les CUCULIFORMES (*Cuculus* ou Coucou, *Psittacus* ou Perroquet, *Melopsittacus undulatus* ou Perruche ondulée, *Lorius*, *Ara*, *Cacassua*) ;

Les GRUIFORMES (*Grus*, *Rhinocætes*, *Otis tarda* ou Outarde) ;

Les CHARADRIIFORMES (*Colomba*, *Larus*, *Oedicnemus*) ;

Les CORACIIFORMES (*Picus*, *Gecinus*, *Bucorvus*) ;

Les PASSERIFORMES (*Passer*, *Serinus*, *Lorio*, *Nectarinia*, *Pica*).

*
* *

A. — ROLE ET DISPOSITION D'ENSEMBLE. — L'appareil est d'autant plus gracile et allongé dans toutes ses parties que la langue est plus longue, plus pointue, plus protractile (cet aspect nous rappelle celui de certains Amphibiens (*Spelerpes*) et de la majorité des LACERTILIENS). Plus rarement, l'appareil est court et massif comme chez les CROCODILIENS.

L'appareil hyobranchial des Oiseaux est essentiellement lingual. Il fait plus que donner support aux muscles de la langue ; toute sa partie antérieure aux arcs Br 1 est non seulement dans la langue mais la dessine, la muqueuse se moulant exactement sur la face dorsale du paraglosse, les muscles ne s'insérant que sur sa face ventrale.

A) LANGUE RUDIMENTAIRE. — Appareil hyobranchial rudimentaire et inversement. L'expression de « Zungenbein » est ici justifiée.

Mais elle ne saurait être absolument exclusive : il existe un copulostyle en contact avec la face ventrale du larynx, uni à lui par des muscles et des ligaments (fig. 85) ; il existe aussi, comme chez les Amphibiens, les Reptiles et les Mammifères, des muscles pharyngiens fixés sur ce Zungenbein.

*
* *

B. — FORMULE ET CONSTITUTION ARCUALE ET COPULAIRE. — L'arc qui persiste est l'arc *Br 1* (Reichert, 1837 ; Kallius, 1905 ; Gaupp, 1905). Fortement orienté en arrière, il est typiquement composé de deux pièces (comme chez les Amphibiens)

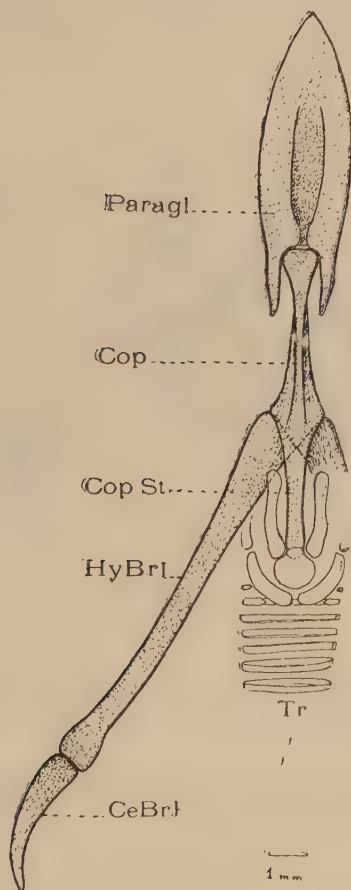


Fig. 85. — Appareil hyobranchial de *SERINUS CANARIUS*, adulte

Vue dorsale (coloration et éclaircissement par la méthode de Spalteholz) ;
En grisé : os. — En clair : cartilages laryngo-trachéaux.

auxquelles on a donné les noms de *Cebr 1* et *Epbr 1* et aussi ceux de *Hybr 1* et *Cebr 1* (Gaupp, 1905) ; ces pièces, surtout la plus ventrale, sont en général très longues. Cet accroissement est une néoformation secondaire.

Au stade procartilagineux, la copule, dans sa région antérieure aux arcs Br 1, présente, chez l'embryon de *Canard* (Kallius, 1905), deux petits processus latéraux (*a* et *p*) qui lui donnent la forme d'un double fer de lance ; ces processus vont disparaître rapidement ; le postérieur (*p*) semble se réunir fugacement, par une trainée mésenchymateuse, à une pièce dorsale qui est la seule

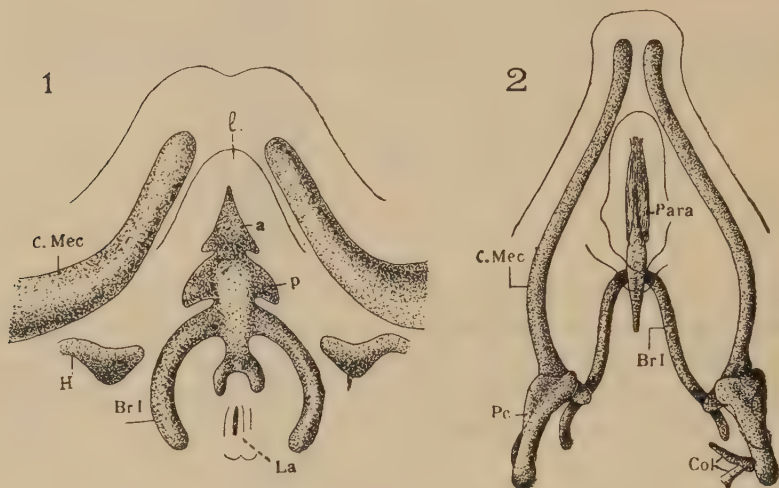


Fig. 83. — Développement de l'appareil hyobranchial chez *ANAS BOSCHAS L.* (Kallius).

1. — Emb. de 20 somites, vue dorsale ; procartilage ; en avant de Br 1, deux processus copulaires latéraux (*a* et *p*) et un processus médian, lingual ; copule bifurquée en arrière, près de l'aditus laryngé, arc hyal. Contour de la langue.

2. — Emb. de 11 mm., vue ventrale ; cartilage ; processus copulaires latéraux *a* et *p* disparus ; style simple. Apparition des paraglosses (*Para*). Contour de la langue.

partie nettement persistante de l'*arc hyal*, celle qui va se chondrifier, s'ossifier et prendre part à la formation de la columelle (fig. 86).

Pour Edgeworth (1907), ces processus (*p*) deviendraient les processus latéraux du paraglosse, mais ceci ne répond pas aux observations de Kallius qui voit dans le paraglosse une néoformation plus tardive.

Ainsi donc, chez les Oiseaux s'accroît la disparition de l'arc hyal lequel, très vestigial chez les CHÉLONIENS, était absent chez les CROCODYLIENS.

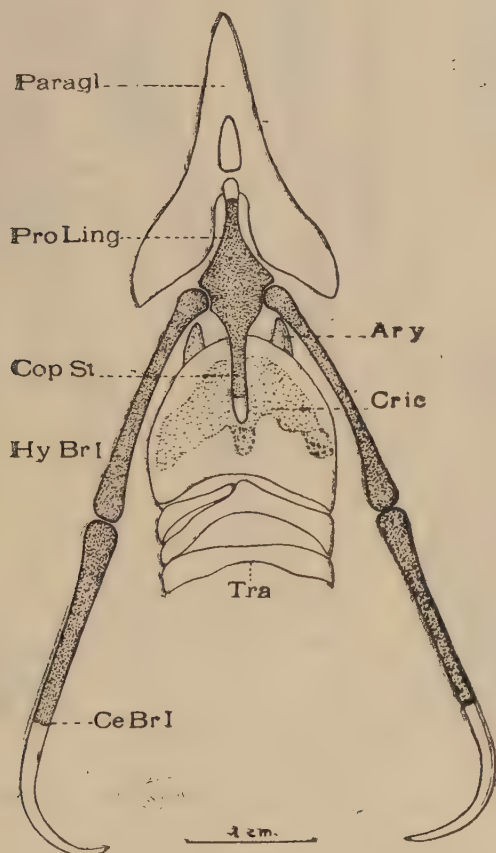


Fig. 87. — *BUCORVUS ABYSSINICUS* L., adulte, vue ventrale de l'appareil hyobranchial et du larynx (méthode de Spalteholz).

En pointillé : l'os. — En clair : le cartilage.

L'arc Br 2 est peut-être (?) représenté par la bifidité (Hybr 2) transitoire de l'extrémité caudale du copulostyle chez l'embryon (fig. 50), bifidité comparable (mais non homologuable) à celle (Hybr 4) du copulostyle des URODÈLES larvaires (fig. 44).

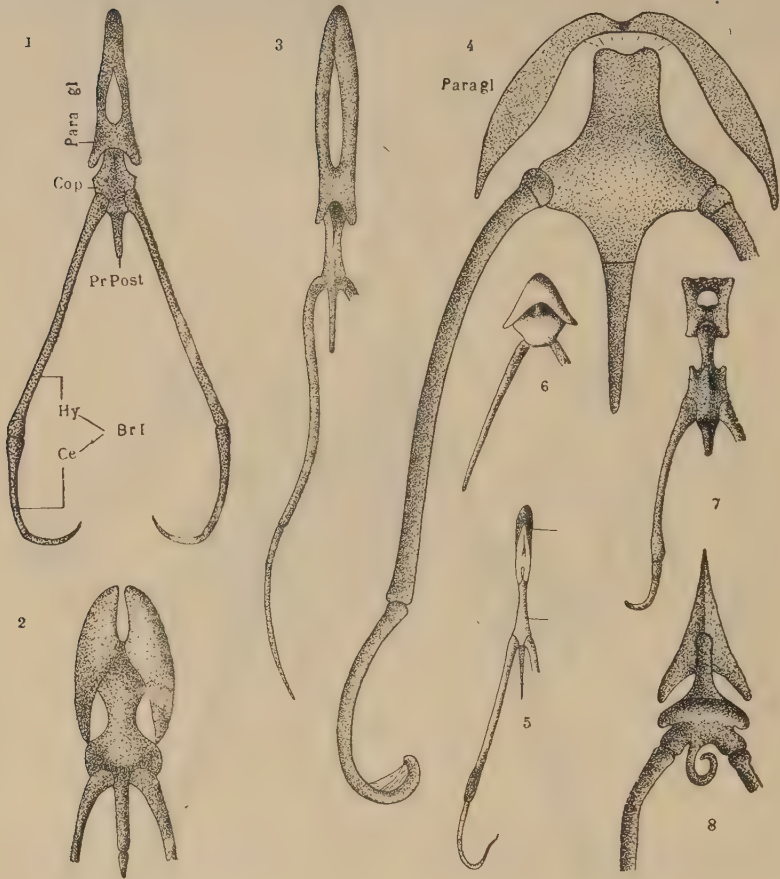


Fig. 88. — Appareil hyobranchial chez des OISEAUX, adultes

(Vues dorsales, sauf 7 et 8)

1. — Aigle commun (Duvernoy).
2. — *Vultur fulvus*, partie antérieure (Duvernoy).
3. — *Phoenicopterus* (Selenka).
4. — *Struthio camellus* L. (par macération) ; forme particulière des paraglosses.
5. — *Rhinochoetes jubatus* (Selenka).
6. — *Ara* (Selenka) ; Br 1 insegmenté.
7. — *Platalea leucaria* (Selenka).
8. — *Thieshiornis aethiopicus* Lath (par macération). Vue ventrale.

La copule est formée de 3 parties principales :

a) Une moyenne ou *corps* que nous appellerons Bah (Babr 1 des auteurs) parce qu'elle est située en avant des arcs Br 1 ;

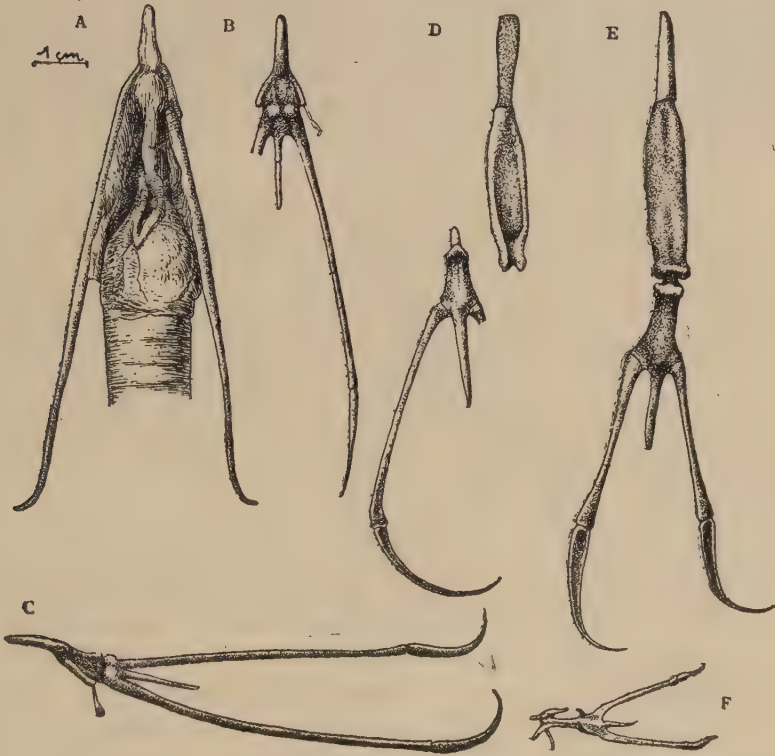


Fig. 89. — Appareil hyobranchial chez des Oiseaux adultes, vue dorsale (à l'exception de C et F)

- A. Larynx, langue de *Pelecanus* (sp.).
- B. Même animal, appareil hyoïdien.
- C. Même animal, vue latérale.
- D. *Anas boscas domestica* L.
- E. *Choenopsis atratus* Lath.
- F. *Cacatua roseicapilla* (sp), vu de profil.

b) Un *processus lingual* continu le plus souvent avec le précédent et que nous considérerons comme préhyal (et non basihyal) ; c'est lui qui, par simplification, dérive de cette ébauche bastémale en fer de lance notée plus haut (fig. 86) ;

c) Dorsalement au processus lingual, s'articulant avec lui mais se prolongeant bien en avant, est un cartilage ou ostéocartilage ; le *paraglosse* (Kallius) (glossohyal de G. Saint-Hilaire, 1832 ; Owen, Parker, 1876 ; entoglosse de Nitzsch, cités par Gaupp, 1905). Il est intralingual et constitue même à lui seul toute la partie antéro-dorsale de la langue, la muqueuse lui étant intimement unie ; sur sa face inférieure s'insèrent les muscles cératoglosses ; il a communément la forme d'un fer de lance, avec une pointe aiguë en avant (le bout de la langue) et une paire de processus postéro-latéraux (fig. 87).

Il est souvent fendu dans sa moitié postérieure ou bien perforé d'un large foramen central ou fendu et perforé (fig. 88 et 87). Ontogénétiquement, il résulte en effet de la fusion de deux ébauches cartilagineuses droite et gauche (Kallius) qui restent séparées (*Vultur*, fig. 88) ou bien se soudent totalement (*Anas boscas*, fig. 89) ou en avant (*Struthio*, fig. 88) ou en avant et en arrière (*Aquila*, fig. 88). Parfois il est formé de trois ébauches cartilagineuses (deux latérales et une antérieure), plus tard plus ou moins confondues (*Ara*, Duvernois, 1836 ; *Gallus dom.*, Gegenbaur, 1898 ; *Passer dom.*, Kallius, 1908 ; fig. 88).

L'origine et la signification du paraglosse restent encore discutées ; beaucoup l'on considéré comme un Bah flanqué de deux courtes cornes hyales (G. Saint-Hilaire, Owen, Parker et Haswell, Gegenbaur, Suschkin, 1899 ; Gaupp, 1905 ; Edgeworth, 1907, etc.) Pour Kallius, et nous nous rangeons à ses idées, les processus postérieurs (*p*) de la primitive ébauche mésenchymateuse représentent les arcs Prbr 1 (fig. 86) (ces processus ne sont d'ailleurs pas constants : chez *Passer dom.* ils n'existent pas, Kallius) ; mais ils disparaissent et c'est plus dorsalement que se fait une nouvelle condensation cellulaire dans laquelle se différencient les centres cartilagineux du paraglosse ; c'est donc (par rapport aux Poissons une *néoformation*.

Si les processus antérieurs (de *Anas*, fig. *p*, 86) représentent des cornes hyales à peine ébauchées, on peut se demander à quoi correspond ce qui est au devant, médianement et latéralement ; sans doute au vrai processus lingual des Ichthyopsidés, c'est-à-dire à un élément préhyal. Mais toute cette fugace ébauche mésenchymateuse (*a*, *p* et la partie médiane) n'est qu'un vestige et le processus lingual définitif qui y succède (fig. 86) est lui-même le résultat

d'un nouvel ordre de chose, c'est-à-dire une néoformation. Ce que nous appellerons chez l'adulte processus lingual n'est donc pas exactement l'équivalent, le descendant direct du processus lingual des Poissons.

On a rapproché également le paraglosse des Oiseaux de l'entoglosse de CHÉLONIENS ; ils ont des caractères génétiques et configuratifs analogues, naissent dans le tuberculum impar de la langue, mais ils n'ont pas la même situation ; l'un est dorsal, l'autre est ventral au processus lingual (Kallius) (fig. 87 et 78).

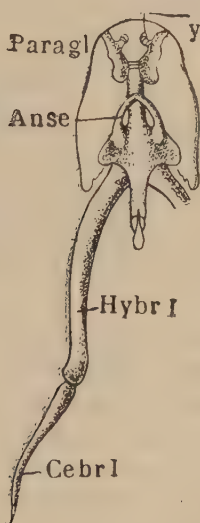


Fig. 90. — Appareil hyobranchial de *Melopsittacus undulatus*, adulte, vue dorsale avec le contour de la langue (Kallius)

Cartilage en anse, cartilages accessoires du Paraglosse (y) et du copulostyle

On a rapproché enfin le paraglosse des radii anteriores des Urodèles (fig. 54) ; mais ou bien il faut rejeter l'origine hyale des seconds (p. 167), ou bien il faut accepter l'origine hyale des premiers. Chez *Melopsittacus undulatus* (fig. 90) Mivart (1895), Kallius ont retrouvé un *cartilage en anse* très comparable à celui de *Triton*, d'*Amblystoma* (fig. 54) ; chez les uns et les autres ce sont sans doute des néoformations homologues.

C. — TRANSFORMATIONS OSSEUSES. — Elles sont beaucoup plus marquées que dans les classes précédentes. En général, tout est osseux (fig. 85) ; ce qui persiste le plus souvent cartilagineux c'est soit le paraglosse tout entier (fig. 87) soit ses bords et sa pointe antérieure, l'extrémité caudale du copulostyle et dorsale de Cebr 1 (fig. 87).

*
* *

D. — MODALITES DE L'APPAREIL HYOBRANCHIAL DES OISEAUX. — Bien que Giebels (1858), après avoir examiné et figuré plus de 250 espèces d'Oiseaux, arrive à déterminer celles-ci par la seule analyse de cet appareil, il n'en reste pas moins vrai que celui-ci est très uniforme par ses caractères principaux.

a) Il n'y a toujours qu'un seul arc, Br 1, long, très oblique en arrière, subdivisé en ces deux pièces déjà décrites, dont la dorsale (Cebr 1) a perdu ses rapports columellaires et vient se placer dans le voisinage de la région otique ; mais plus cet arc s'allonge, plus son extrémité dorsale dépasse en arrière cette région latéro-cranienne ; elle acquiert alors des rapports qui n'existent dans aucune autre classe de Vertébrés ; elle se rapproche de la ligne médio-dorsale cranienne, puis tout en s'élevant se recourbe en avant, suivant la convexité de la voûte cranienne ; elle peut arriver dans la région frontale et même se placer à la racine du bec supérieur dans les cas les plus extrêmes (*Picus*, *Gecin*, fig. 91) ; cet allongement extraordinaire a une cause fonctionnelle et coïncide avec un degré très marqué de protractilité de la langue. Chez *Gecin viridis*, que nous avons figuré, la longueur totale de la tête osseuse était de 80 millimètres et la longueur totale de l'appareil hyobranchial de 210 millimètres. Naturellement, cet hyper-allongement qui porte sur toutes les pièces (processus lingual, Hybr 1 et surtout Cebr 1) est ontogénétiquement très secondaire. Cette modalité est la plus

intéressante de toutes celles que nous aurons à signaler ; elle montre jusqu'à quel point des adaptations secondaires peuvent modifier les rapports d'un arc primitivement homologue de l'arc branchial des Poissons.

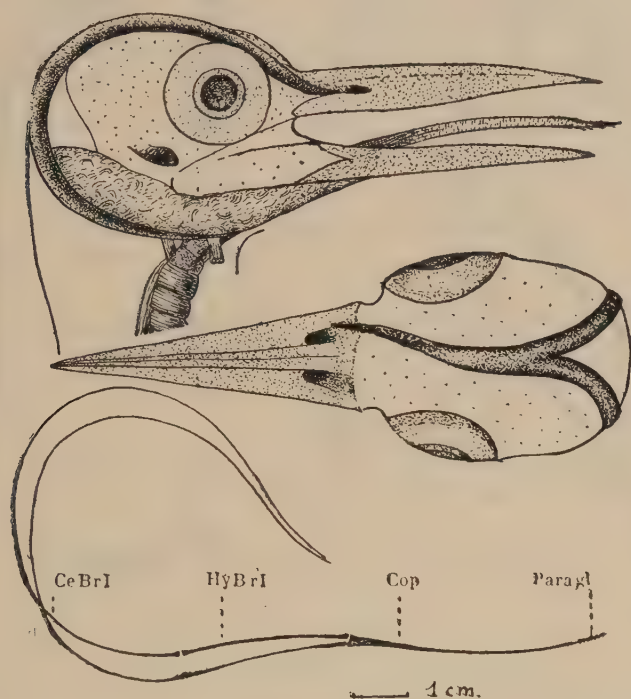


Fig. 91. — *GECINUS VIRIDIS* L.

A. — Enroulement des arcs Br 1 engainés de leur muscle autour de la glande salivaire et autour du crâne.

B. — Union dorso-cranienne de ceux-ci.

C. — Appareil hyobranchial.

A ce type nous pouvons opposer l'inverse, celui d'*Ara* par exemple (fig. 88) et entre les deux nous trouverons tous les intermédiaires possibles (fig. 89 et 92).

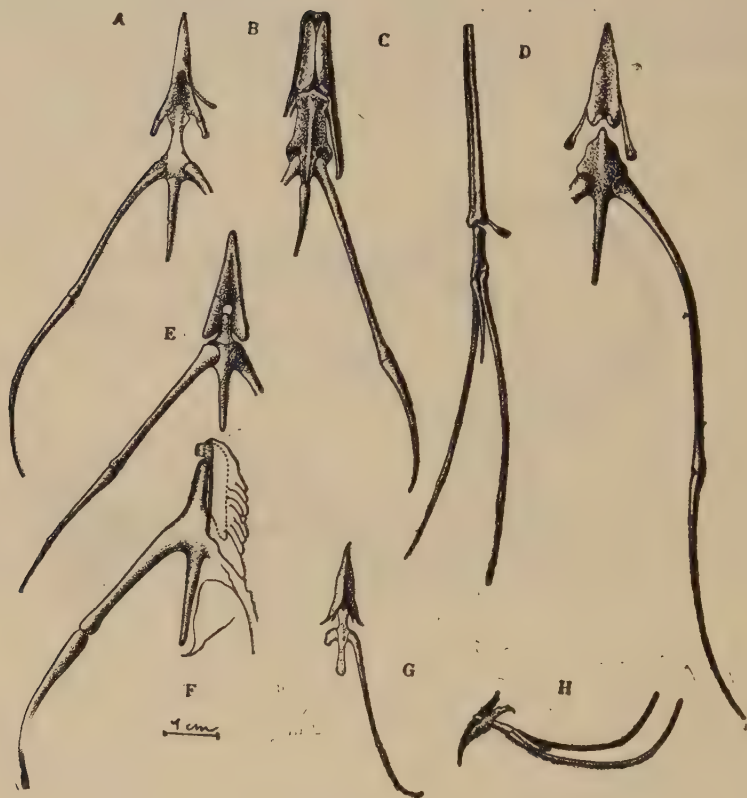


Fig. 92. — Appareil hyobranchial chez des OISEAUX adultes, vue dorsale.

A. — *Meleagris gallopavo domesticus* L.

B. — *Vultur papa* L.

C. — *Ardea purpurea* L.

D. — *Leptoptilus* sp. (Marabout).

E. — *Ketupa ceylonensis* Gu.

F. — *Dromaeus novae hollandiae* Lath. — En pointillé, le paraglosse dans la langue.

G. — *Pica caudata* L.

H. — Le même, vu de profil.

Chez *Gecinus*, Cebr est plus de deux fois plus long que Hybr ; chez *Ara* les deux pièces sont également réduites ; chez *Serinus canarius* (fig. 85) Cebr est seul atrophié.

Chez *Rhinochoetes*, Cebr et Hybr ne sont pas articulés mais unis par un petit ligament (fig. 88).

b) La copule et surtout le paraglosse ont une forme parallèle à celle de la langue, et le plus souvent (car il y a de grandes exceptions comme *Pelecanus* dont la langue n'a pas 1 centimètre et dont le bec est très long) à celle du bec : courte et large (*Struthio*, *Ara*, *Thieshiornis*, fig. 88 ; *Bucorvus*, fig. 87 ; *Melopsittacus*, fig. 90 ; *Cathartes papa*, fig. 92) ; longue, plate et large (*Anas boscas*, fig. 89) ; étroite et longue (*Ardea*, fig. 92 ; *pics*, fig. 91) ; étroite et courte (*Pelecanus*, fig. 89) ou des dispositions intermédiaires sans grand intérêt pour nous.

Nous avons déjà signalé le cartilage en anse du corps chez *Melopsittacus undulatus*. Chez les Perroquets (*Psittaci*) il existe ou coexiste un élargissement copulaire, au même niveau, auquel depuis Mivart (1895-96) on a donné le nom de *processus parahyalis* (fig. 90), certains auteurs le regardent comme une corne hyale ; il donne insertion à des muscles et est sans doute une néoformation.

c) Le *processus lingual* est parfois très allongé (*Gecinus*, fig. 91) rarement très court ou absent (*Pelecanus*), corps et processus lingual sont inclus dans la langue et varient à son image.

d) Mais c'est surtout le *paraglosse* qui occupe et dessine la plus grande partie de la langue puisque la muqueuse le recouvre directement : *Pelecanus* qui a une toute petite langue, a un tout petit paraglosse (fig. 89), il est au contraire relativement énorme chez *Choenopis*, étendu et déprimé dorsalement en gouttière chez *Anas boscas* (fig. 89), étalé chez *Bucorvus* (fig. 87), *Ara*, *Platalea* (fig. 88) ; grêle chez *Gecinus* (fig. 91).

Sa partie originelle peut persister totalement (*Struthio*, fig. 88) ou sous forme de perforation centrale ou de fente postérieure (*Platalea*, fig. 88 ; *Bucorvus*, fig. 87) ; parfois s'y adjoint un cartilage

antérieur (*Anas*, *Choenopis*, fig. 88) ou un petit cartilage latéro-interne (*Melopsittacus*, fig. 90).

Il est généralement très uni au processus lingual ; chez *Serinus canarius* examiné par la méthode de Spalteholz (fig. 85) il ne nous a pas été possible de voir les limites entre les deux éléments ; l'un et l'autre semblent faire corps ; chez d'autres, il y a articulation médiane (*Bucorvus*, fig. 87) ou bilatérale ou même ils sont très lâchement unis (*Struthio*, fig. 88).

e) Le copulostyle est en général très développé ; cependant il manque chez *Gecinus* (fig. 91), *Ara* (fig. 88) ; il est comme flétri et recourbé chez *Thieshiornis* (fig. 88) ; il est très souvent hétéro-continu avec le corps (*Meleagris*, *Ardea*, *Vultur*, *Platalea*, *Aquila*, fig. 88). Souvent homocontinu (*Serinus*, fig. 85 ; *Bucorvus*, fig. 87 ; *Leptotilus*, *Pica*, *Dromaeus*, *Ketupa*, fig. 92) ; il acquiert une grande mobilité chez *Struthio* (fig. 88) et devient disjoint chez *Otis tarda*.

Ce ne sont là que quelques exemples.

*
* *

E. — APPAREIL HYOBRANCHIAL ET LARYNX. — Les rapports sont essentiellement les mêmes que chez la plupart des Amphibiens : les cartilages laryngés gardent leur position embryonnaire immédiatement en arrière du corps copulaire et s'appuyent ventralement sur le copulostyle (fig. 85 et 87) ; chez les Amphibiens le copulostyle disparaît fréquemment mais souvent à sa place se développe l'os thyroïdeum (fig. 57) ; chez les ANOURES, le larynx se trouve dans la même situation mais il est encastré entre les processus thyroïdei et a des liens plus intimes avec l'appareil hyobranchial (fig. 53 et 62).

Il n'y a à signaler ici aucun fait nouveau sur l'origine arcuale des cartilages laryngés mais cette intimité du copulostyle et du larynx était intéressante à considérer.



F. — ARC HYAL ET COLUMELLE. — La columelle des Oiseaux rappelle beaucoup celle des Reptiles (*Sphenodon* et *Crocodilus* surtout) (fig. 84) ; elle a notamment un processus dorsal et un long processus inférieur (infrastapédial, styloïde) qui est vraisemblablement un reste de l'arc hyal (fig. 93) ; Suschkin prétend même avoir réussi à suivre l'ébauche mésenchymateuse de l'arc depuis la columelle jusqu'à la copule.

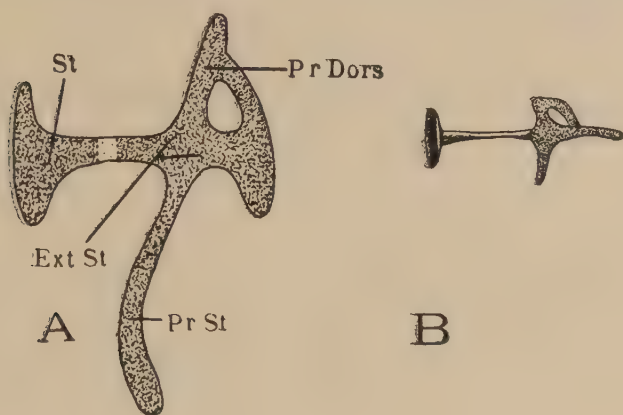


Fig. 93. — Columelles d'Oiseaux.

A. — Embryon de *Tininculus alaudarius* (Suschkin).

B. — Adulte de *Columba livia* (Parker).

Néanmoins, les Oiseaux ne constituent pas un matériel propice pour démontrer l'origine hyale de la columelle ; l'arc hyal ne peut s'y ébaucher qu'au stade mésenchymateux et encore y est-il difficile à distinguer. C'est par déduction, d'après les Reptiles, que nous pouvons considérer que le prolongement styloïde ventral, est la seule partie qui reste de cet arc ; son stapes et son processus dorsal représenterait la bifurcation de l'arc selon la conception de Schmalhausen et Goodrich qui a été exposée à propos des Amphibiens et des Reptiles (fig. 63).

En résumé : l'appareil postmandibulaire des Oiseaux est très réduit ; c'est un appareil branchial et même monobranchial (Br 1) plutôt que hyobranchial. L'arc hyal n'est représenté que par ses dérivés columellaires ; par ailleurs, il est perdu ; le basihyal est fondu dans la masse copulaire. L'arc Br 1 persistant reste très développé ; il est vraisemblable que sa subdivision (Hybr, Cebr) est comparable à celle des Reptiles, des Amphibiens, des Poissons. Mais ces pièces, comme d'ailleurs toutes les parties de l'appareil, sont très remaniées.

Par certains détails (cartilage en anse, rapports avec le larynx, persistance du copulostyle) l'appareil rappelle celui des Amphibiens ; mais par sa composition et sa simplicité, il est beaucoup plus proche de celui des CHÉLONIENS et CROCODILIENS.

CHAPITRE VII

GNATHOSTOMES PULMONES AERIENS

3° Appareil hyobranchial des Mammifères

Malgré le grand nombre de subdivisions de cette classe, les adaptations très diverses de ses espèces, les Mammifères ont un appareil hyobranchial dont la constitution générale est assez uniforme, plus uniforme que celui des Reptiles par exemple ; il se compose toujours de 2 arcs : Prbr 1 et Br 1. Il est donc plus régressé que certains (SAURIENS, RHYNCOCÉPHALES) mais moins que d'autres (CROCODILIENS, OPHIDIENS). Son uniformité de composition tient sans doute à celle de son rôle : chez tous il est le complexe osseux lingual (Zungenbein) par excellence, tout en servant par ailleurs de lieu d'attache à des muscles pharyngiens, à des muscles et ligaments laryngiens et aussi à quelques muscles allant à la ceinture scapulaire.

Chez les Mammifères la mandibule a subi une importante modification en ce qu'elle a perdu ses rapports avec le Carré et s'articule directement avec un os de revêtement du neurocrâne, le squamosal. Le Carré s'est réduit et est entré dans la constitution de la chaîne des osselets de l'ouïe de même que l'extrémité dorsale du cartilage de Meckel, tout comme nous avons vu évoluer, dans le même sens, l'extrémité de l'arc hyal chez les Amphibiens, les Reptiles, les Oiseaux et, nous devons ajouter, les Mammifères.

Les arcs Br 2 et Br 3 ont disparu en tant qu'arcs mais, fait important au point de vue de l'évolution, on assiste à leurs transformations, leur adaptation au service du larynx chez les MONOTRÊMES ; chez tous les Mammifères ils vont constituer une plaque ventrale à l'aditus laryngé, le cartilage thyroïde. Quant au blastème des arcs plus postérieurs, il n'a chez aucune espèce, à aucun stade ontogénétique, une apparence arcuale et s'est fondu, comme chez les Amphibiens et les Sauropsidés, dans les autres cartilages laryngés (aryténoïde, cricoïde) et peut-être aussi épiglote (Gegenbaur, 1892 ; Goeppert, 1894).

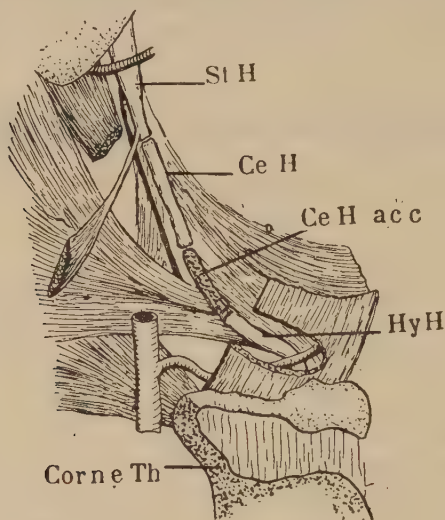


Fig. 94. — Chaîne hyoïdienne complète avec Ceh accessoire chez l'homme adulte

En foncé : le cartilage, homocontinuité du Thyrohyal avec le cartilage thyroïde et avec le Bah.

Nous allons d'abord, de même que dans les chapitres précédents, donner les noms des principales sous-classes et espèces dont nous aurons à parler :

MONOTRÊMES (*Ornithorhynchus*, *Echidna*).

MARSUPIAUX (*Dasyurus*, *Didelphys*, *Thylacinus*, *Macropus*, *Phascolomys*, *Hypsiprymnus*).

Tamandua, Lysiurus, Zaedius, Chaetophractus, Dasybus, Tatusia, Orycterope).

INSECTIVORES (*Erinaceus, Sorex, Talpa*).

RONGEURS (*Lepus, Cavia, Rattus, Dasyprocta*).

CARNIVORES (*Felis, Hyaena, Proteles, Viverra, Mustela, Canis, Nasua, Procyon, Phoca, Tricherus, Otaria, Ursus*).

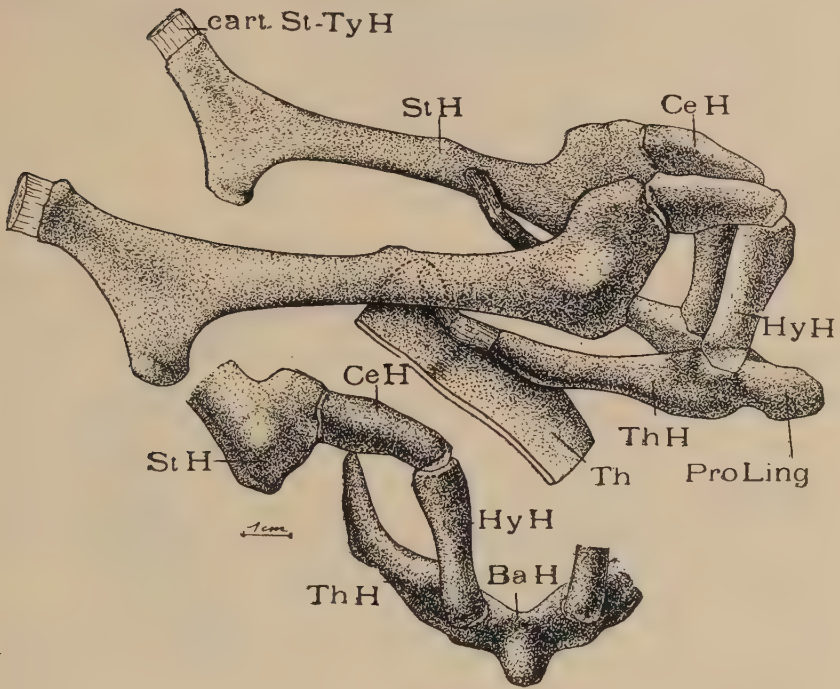


Fig. 95. — Appareil hyobranchial de *Bos TAURUS* L. (ad nat.)

ARTIOBACTYLES (*Dicotyles, Phacochoerus, Sus, Hippopotamus, Auchenia, Camelus, Bos, Ibex, Capra, Cephalophus, Cervus, Camelopardalis giraffa, Ovis, Ammotragus*).

CÉTACÉS (*Balanea, Balaenoptera, Phocaena, Delphinus, Mesoplodon, Grampus*).

SIRÉNIENS (*Halicore* ou *Dugong*).

SUBONGULÉS (*Loxondota, Elephas, Mastodon*).

PÉRISSODACTYLES (*Rhinoceros, Tapirus, Equus*).

CHEIROPTÈRES (*Pteropus, Stenoderma, Megacheiropère*).

PROMISIENS (*Lemur, Perodicticus*).

SIMIENS (*Hapale, Cercocebus, Cercopithecus, Macacus, Papio hamadryas*).

ANTHROPOÏDES (*Simia satyrus, Hylobates, Troglodytes, Gorilla*).

HOMINIENS.

*
* *

A. — FORMULE ET CONSTITUTION GÉNÉRALE DE L'APPAREIL HYOBANCHIAL ADULTE. — Chez tous les Mammifères adultes cet appareil est réduit à 2 arcs : Prbr 1 et Br 1.

Br 1 est le plus fixe, toujours court, jamais subdivisé, uni au larynx (cart. thyroïde) par des liens fibreux (*Homo*) et parfois fusionné avec lui (fig. 94). A cause de ces derniers rapports on lui donne aussi le nom de *thyrohyal* (Thh) mais, de par ses origines, il ne mérite nullement cette appellation ; il est encore appelé *grande corne* de l'os hyoïde.

Prbr 1 ou arc hyal a de beaucoup plus grandes modalités dans son degré d'extension. Il est, à de rares exceptions près, subdivisé, *complet* quand ses pièces se font suite (fig. 94), *incomplet* quand une ou plusieurs manquent ou se sont atrophiées et sont alors remplacées par un tissu ligamenteux (*Homo*).

Au maximum (fig. 95) il est normalement constitué de 3 pièces cartilagineuses d'abord, osseuses ensuite, étendues de l'exocrâne à la région copulaire ventrale : épiphyal ou stylohyal (Sth), enfoncé dans l'os pétreux et faisant corps avec lui (apophyse styloïde), cératohyal (Ceh), hypohyal (Hyh, ou apohyal ou *petite corne* de l'os hyoïde. Ces 3 pièces répondent aussi à l'appellation de *chaîne hyoïdienne* qui est donc synonyme d'arc hyal (fig. 95).

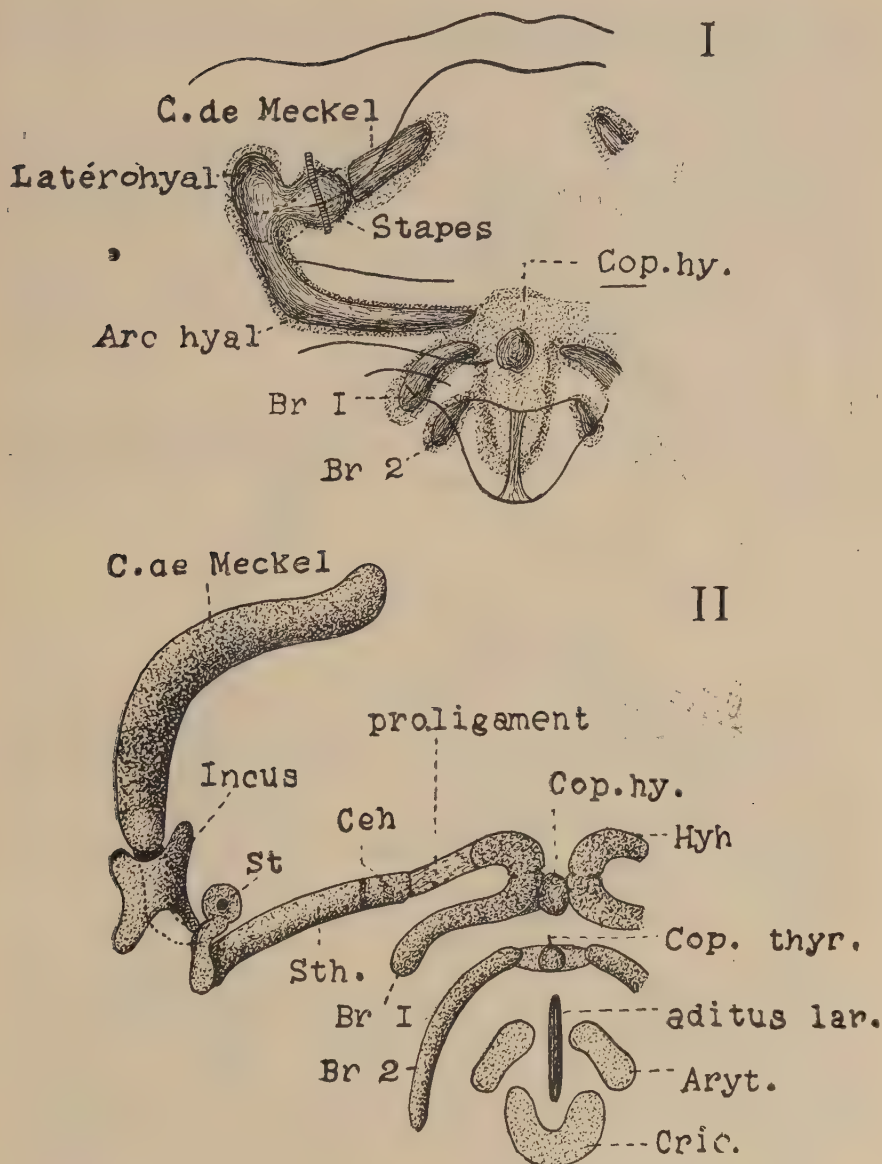


Fig. 96. — Développement de l'appareil viscéral chez *SUS SCROFA DOM. L.*
Vues ventrales (Kallius)

I. Premières condensations précartilagineuses. En traits foncés, contours de la langue, des limites des arcs, de l'aditus laryngé.

II. Ebauches cartilagineuses.

Ces pièces s'unissent médio-ventralement par l'intermédiaire d'une pièce copulaire impaire : *corps hyoïdien* ou *basilhyal* (Bah) à laquelle se joint aussi l'arc Br 1.

Le corps, la petite corne et la grande corne sont en général solidement unis, parfois même homocontinus, et répondent alors, par leur ensemble, au nom d'*os hyoïde* ; sauf à un point de vue pratique qui ne nous intéresse présentement pas, cette appellation n'est pas justifiée ; l'*os hyoïde* (mot créé pour l'anatomie humaine) est un complexe représentant : l'arc Br 1, une partie seulement de l'arc Prbr 1 et ce qui persiste de la masse copulaire interarcuale des autres classes de Vertébrés.

Quant au terme : *appareil hyoïdien*, il a été créé aussi pour l'HOMME et y désigne tout ce que nous venons de décrire. Il tend à être plus justement remplacé par l'expression : *appareil hyobran-chial*.

*
* *

B. — DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL HYOBAN-CHIAL CARTILAGINEUX. — Les travaux embryologiques les plus importants sont ceux relatifs à la chondrogénèse ou aux stades procartilagineux ; plus tard, les arcs perdent leur aspect « le plus ancien », subissent sous des influences mécaniques des transformations qui ont leur intérêt mais un intérêt moindre pour le point de vue général auquel nous nous plaçons.

Parmi les articles modernes nous ferons la plus grande part à ceux de Kallius qui a étudié la genèse des pièces ventro-latérales, à ceux de Dreyfuss et de Broman qui ont minutieusement analysé le développement de la partie intratympanique de l'arc hyal, à ceux de Goodrich et de Schmalhausen qui ont interprété cette dernière, à ceux de Howes et de Van Kampen qui ont montré les différents modes de soudure secondaire de l'arc hyal avec le neurocrâne ; nous y ajouterons nos propres constatations.

1° ARC HYAL. — L'arc hyal est d'abord représenté par une ébauche mésenchymateuse insegmentée dans laquelle apparaissent des groupements cellulaires procartilagineux auxquels succèdent des

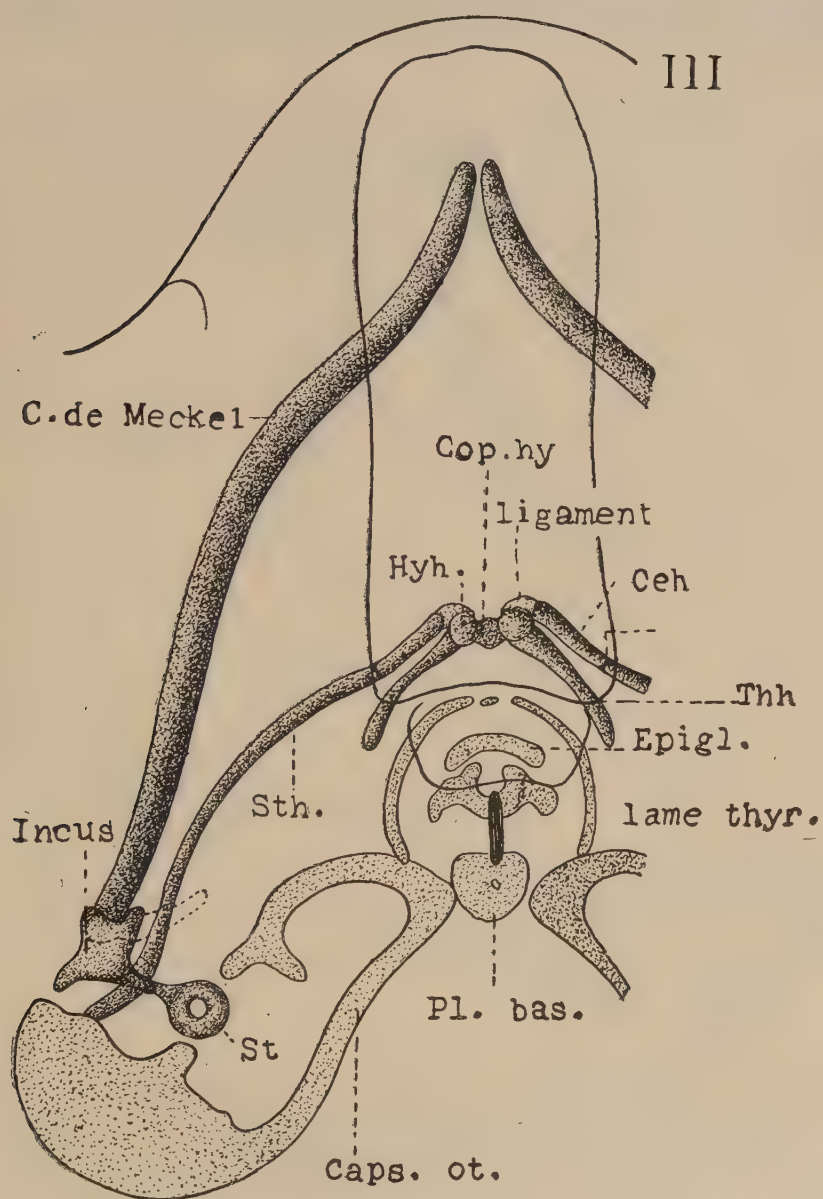


Fig. 97. — Idem (Kallius)
Stade cartilagineux plus avancé

centres de chondrification qui sont, à peu de choses près, l'image des pièces cartilagineuses (plus tard ossifiées) définitives (Kallius) (fig. 96).

Il a été dit dans le paragraphe précédent que l'arc hyal adulte était au maximum composé de 3 pièces (Sth, Ceh, Hyh) dont la plus dorsale (Sth) s'enfonçait dans l'os pétreux ou, soit dit d'une façon plus générale, s'unissait au neurocrâne. Cette union est secondaire et on sait depuis Reichert (1837) que l'arc hyal (ou carti-

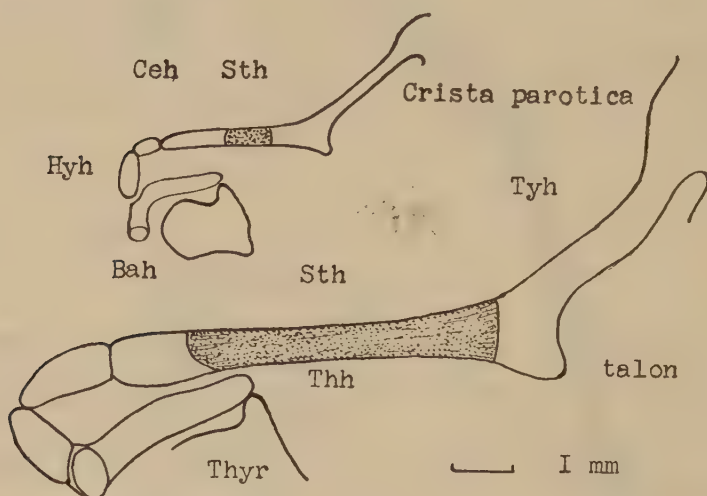


Fig. 98. — Développement de l'appareil hyobranchial chez *OVIS ARIES* L.

Méthode de Spaltholz, os en grisé.

lage de Reichert) poursuit son trajet, chez l'embryon, plus dorsalement, jusqu'à la saillie du canal semi-circulaire externe, saillie appelée crista parotica par Gaupp ou crista facialis par Van Kampen. Ce trajet plus dorsal est intratympanique, l'arc hyal entrant dans la caisse en passant entre l'anneau tympanal et la capsule otique (fig. 108) ; à cette partie de l'arc hyal qui a une ossification spéciale S. Thomas (1865), Flower (1870), cités par Augier (1931), avaient reconnu une certaine individualité et donné le nom de

tympanohyal (Tyh). Plus récemment, Dreyfuss (18933), Broman (1898) ont montré qu'avant d'être osseuse cette pièce avait un centre de chondrification (intercalaire de Dreyfuss, *latérohyal* de Bro-

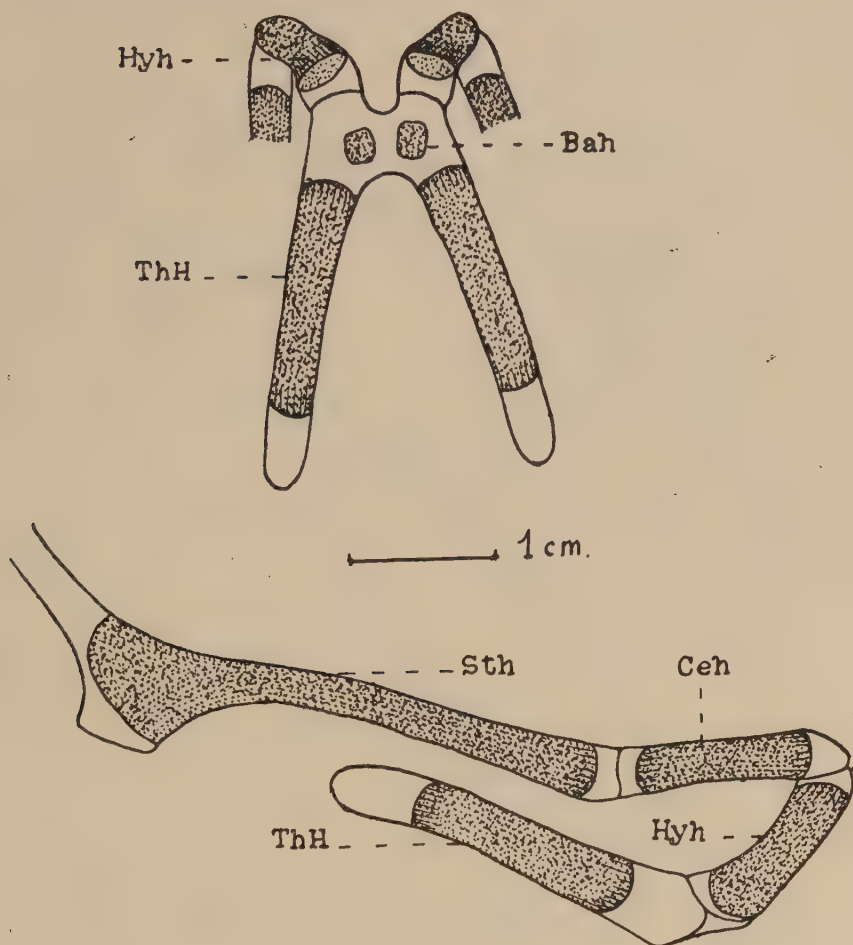


Fig. 99. — Centres d'ossifications (en grisé) chez un fœtus d'OVIS MUSIMUM BONAP. — Vues ventrale et latérale (Méthode de Spalteholz.)

Deux centres osseux dans le Bah.

man, tympanohyal d'autres auteurs) de telle sorte que le nombre de pièces cartilagineuses initiales de l'arc hyal n'est pas de 3 mais de 4 (Tyh, Sth, Ceh, Hyh). Chez tous les Mammifères dont

le développement a été soigneusement suivi on a toujours constaté l'existence d'un Tyh cartilagineux (*Sus scrofa dom.*, Kallius, 1910 ; *Homo*, Dreyfuss, Broman ; *Lepus cuniculus*, De Beer et Woodger,

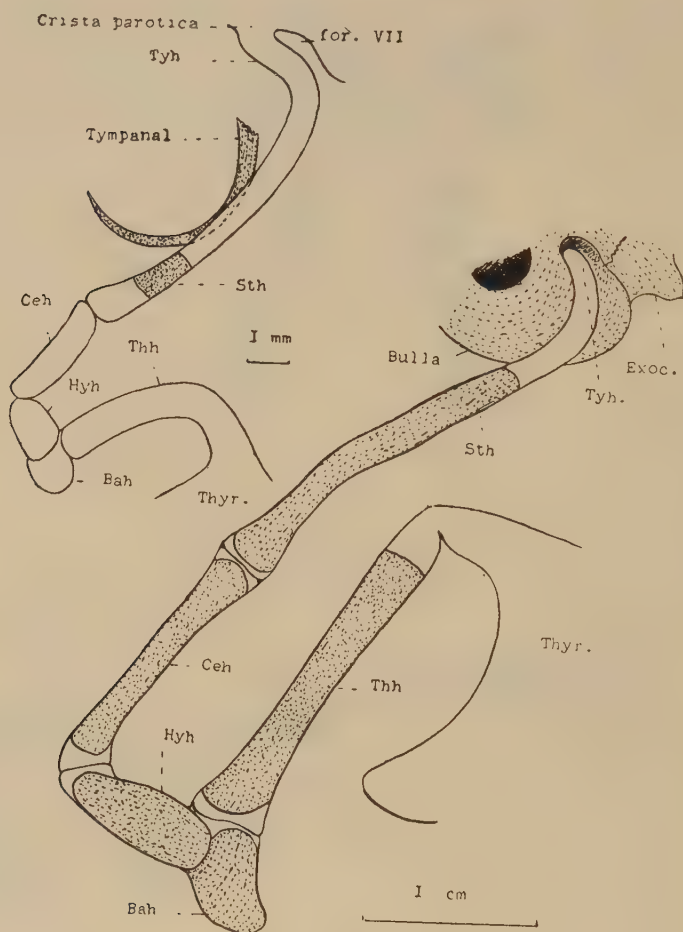


Fig. 100 et 100 bis. — Vue latérale g. de l'appareil hyobranchial d'un fœtus (VC = 123 mm.) et d'un adulte de *CANIS FAMILIARIS* L. (Méthode de Spalteholz)
En grisé : l'os ; en clair : le cartilage.

1930, etc.) ; mais ce Tyh a toujours une indépendance et, par son extrémité ventrale, se soude avec le Sth formant ainsi un stylohyalo-tyhyal (Sttyh). D'autre part, son extrémité dorsale, sauf de rares

exceptions (*Lepus*, De Beer et Woodger), se soude très rapidement avec la crista parotica ; nous reviendrons plus loin sur la destinée et les rapports de cette pièce ; disons cependant tout de suite qu'elle a été homologuée au processus dorsal columellaire des Reptiles, à un pharyngohyal des Poissons.

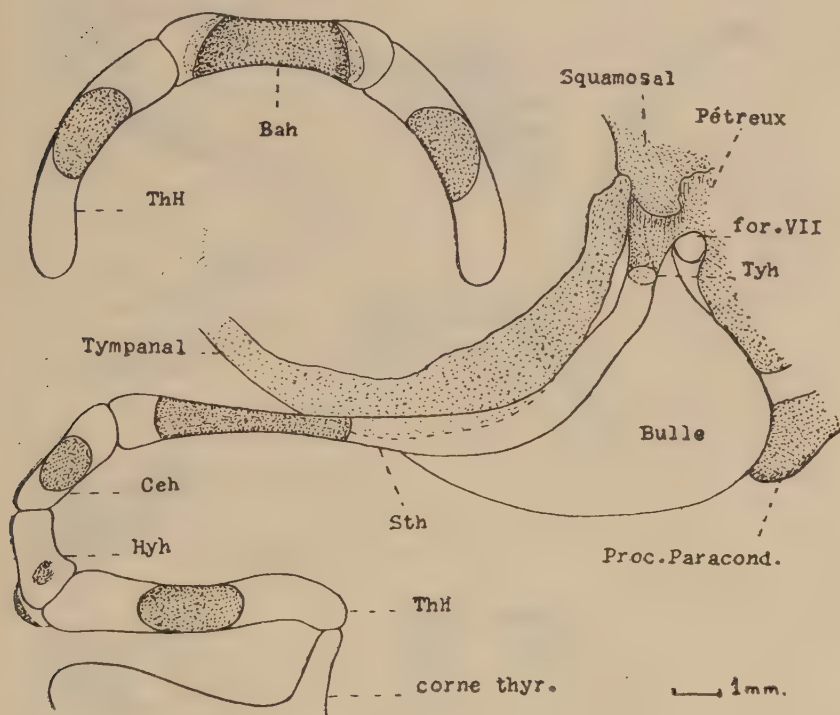


Fig. 101 Vue latérale externe gauche de l'appareil hyoïdien d'un jeune *FELIS CATUS DOM. L.* âgé de 12 jours (V.C. = 175 mm.)

En haut, vue caudale de l'os hyoïde. Méthode de Spalteholz. En clair : le cartilage ; en grisé : l'os.

L'arc hyal chez l'adulte se présente sous 4 aspects principaux : a) il est complet, segmenté en les 3 pièces susdites (Sttyh, Ceh, Hyh) ; b) il est incomplet et une des deux dernières pièces manque ; c) il est complet, segmenté mais une des deux dernières pièces semble manquer ; d) il est complet mais asegmenté. Nous ajouterons plus loin quelques variations individuelles.

a) L'arc hyal complet, segmenté définitivement en 3 pièces (Sttyh, Ceh, Hyh), a été suivi dans son développement chez *Sus srofa dom.* par Kallius (1910) ; les images embryonnaires n'ajoutent pas grand chose à ce que nous enseigne l'anatomie de l'adulte

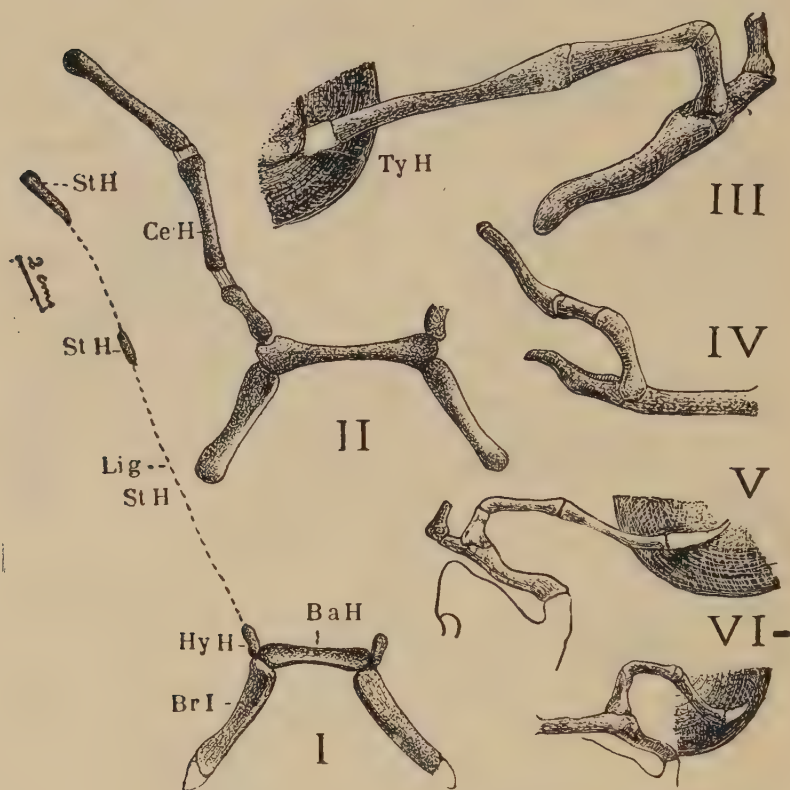


Fig. 102-103. — Appareils hyobranchiaux de FELIDES

I. *F. léo* L (Blainville). — *F. pardus* L. (Blainville). — III et IV *Acinomyx jubatus* L. — V et VI *F. cervicalis* Scrb. (ad naturam).

En clair : parties cartilagineuses.

puisque naissent autant de pièces embryonnaires qu'il y aura de pièces définitives ; elles contredisent cependant l'opinion des auteurs anciens qui voyaient l'arc hyal comme une tige d'abord uniformément cartilagineuse, puis secondairement segmentée ; le

cartilage naît par centres comme chez les Poissons. Nos observations chez *Ovis aries* confirment celles de Kallius. L'embryologie nous montre aussi certaines pièces sous un aspect plus primitif ;

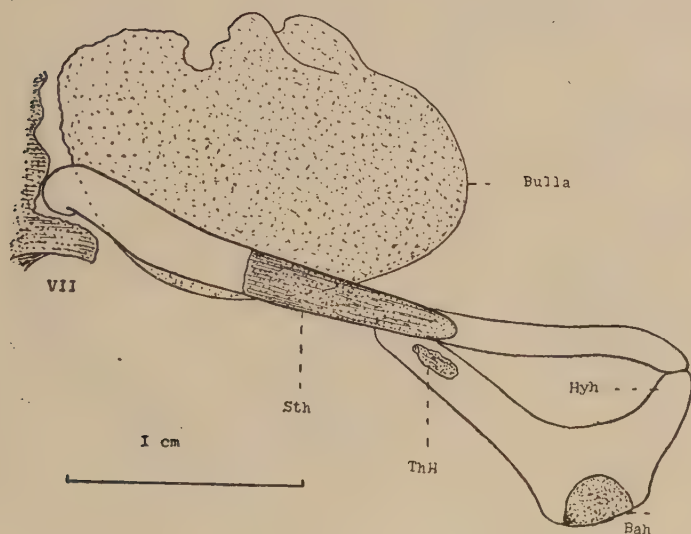


Fig. 104. — Vue latérale de l'appareil hyobranchial d'un fœtus de *DELPHINUS DELPHIS* L (long. de tête : 118 mm.) (Méthode de Spalteholz)

En clair : le cartilage ; en grisé : l'os.

ainsi Hyh n'a pas d'abord cette direction cranio-caudale qu'il acquiert ensuite (fig. 96 et 98) ; certains processus accessoires, comme le « talon » du Sth chez *Ovis*, ne s'accroissent que secon-

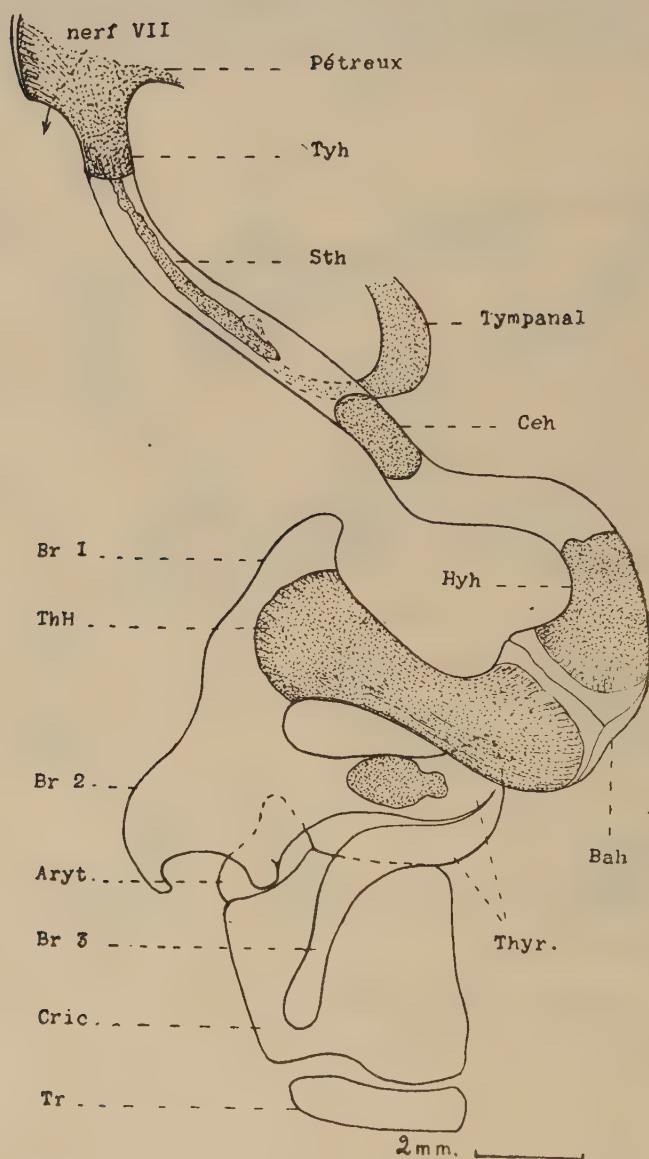


Fig. 105. — Appareil hyobranchio-laryngé d'ORNITHORHYNCHUS ANATINUS SHAW.

Vue latérale externe droite. Méthode Spalteholz

En grise : l'os ; en clair : le cartilage.

Cet individu est plus jeune que celui figuré par Goeppert.

dairement et sont des saillies musculaires néoformées et non des limites de pièces primitives.

b) L'arc hyal de *Sus scrofa dom.*, *Ovis aries* (fig. 98), *Canis familiaris* (fig. 100), *Felis catus* (fig. 101), etc., est un arc complet dans lequel les 3 pièces sus-dites sont liées sans disjonction ; mais il est des espèces (PRIMATES, RONGEURS, certains FÉLIDÉS (fig. 102), etc.) où cet arc est incomplet, une pièce absente, parfois les autres régressées, écartées et unies seulement par un ligament. Le développement débute-t-il chez ces espèces de la même façon que précédemment ?

Chez l'HOMME adulte, par exemple, la chaîne hyoïdienne ne comprend normalement que 2 pièces : Hyh et Sttyh, reliées par un long et faible ligament stylohyoïdien. Aux premiers stades de l'ontogénèse l'arc est membraneux, continu comme chez tous les Vertébrés. Bruni (1908) « admet » que cet arc se chondrifie d'abord totalement puis se fragmente en ses 2 pièces définitives ; qu'ensuite celles-ci s'écartent progressivement, un ligament se développant entre elles. D'après l'abondant matériel humain observé par Augier, il en est chez *Homo* comme chez les autres animaux ; de même que le chondrocrâne ne se forme pas « d'une seule coulée » comme on l'admettait autrefois mais par centres, de même se constituent dans l'arc hyal des centres de chondrification qui correspondent aux pièces définitives ; apparaissent donc normalement un Sth et Tyh qui se soudent rapidement, puis un Hyh ; Hyh, dès son début, est très réduit ; Sth semble plus long qu'il ne le sera mais parce que son développement est précoce comparativement à ce qui l'entoure, parce qu'aussi les organes cervicaux (hyoïde et larynx notamment) sont plus haut situés qu'ils ne le seront. Un arc hyal complet et insegmenté ou un arc hyal segmenté en plus de 2 pièces (Tyh non compris) doivent être considérés chez l'HOMME comme des anomalies.

Chez *Lepus cuniculus* l'arc hyal est aussi très régressé. De Beer et Woodger (1930) y voient apparaître des centres de chondrification en nombre égal à celui des pièces définitives (Tyh, Sth, Hyh) (Ceh de ces auteurs) et d'emblée disjointes, c'est-à-dire réduites (fig. 103).

c) Chez d'autres Mammifères l'arc hyal n'est pas linéairement régressé, est complet quant à l'étendue mais ne possède que 2 pié-

ces définitives ; chez *Delphinus delphis* L. (dont nous n'avons pu examiner qu'un seul fœtus d'un âge assez avancé) nous admettons que l'arc hyal est formé d'un Hyh articulé avec une longue pièce dorsale que nous interprétons comme résultant de la fusion de

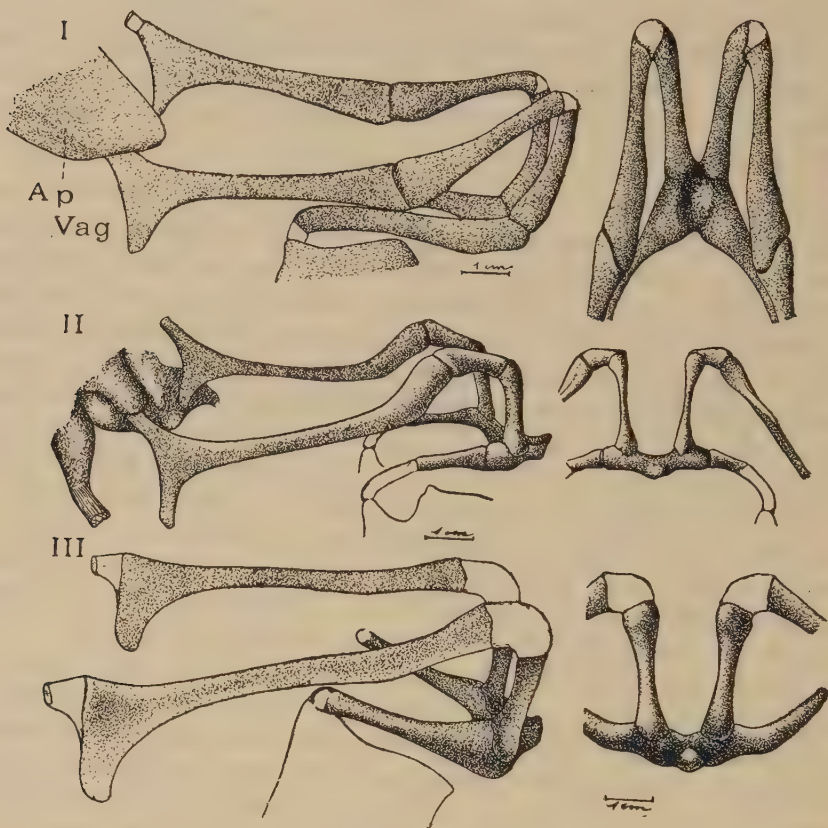


Fig. 106. — Appareils hyobranchiaux de Ruminants

I. Auchenia lama Desm.

II. Ovis musimum L.

III. Camelopardalis giraffa L.

3 pièces : Ceh + Sth + Tyh (fig. 104). Chez *Equus caballus* (dont nous avons eu seulement 4 stades avancés) l'arc hyal est formé des pièces typiques (Hyh, Ceh, Sttyh) définitives ; mais la limite entre Ceh et Sttyh est à peine visible ; les 2 pièces sont en train de devenir homocontinues.

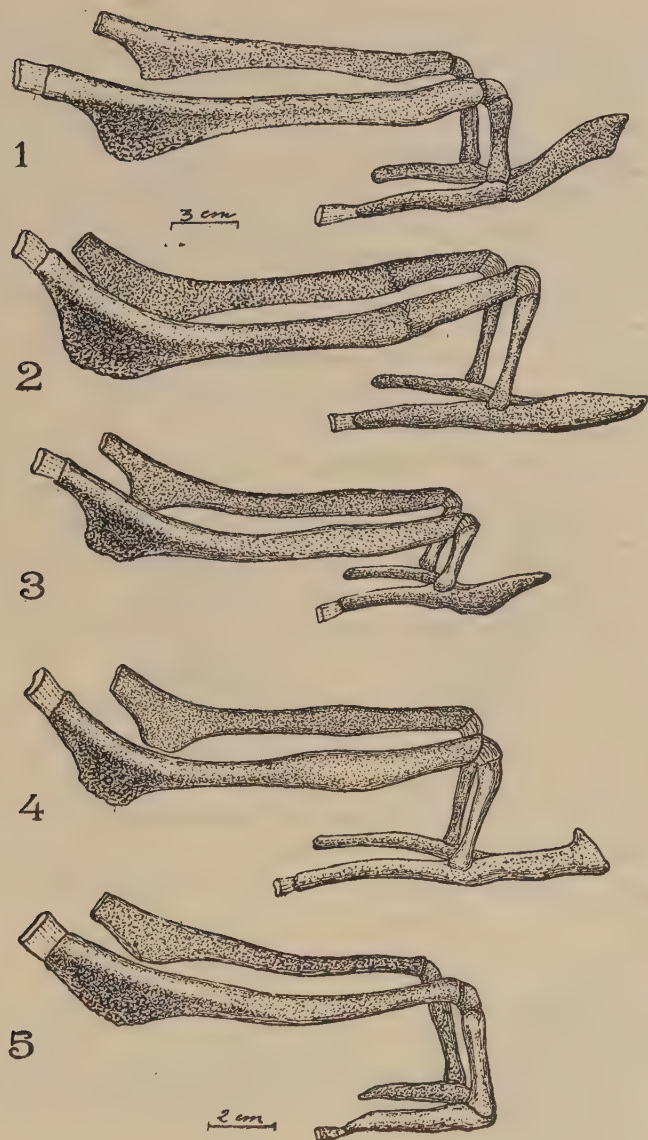


Fig. 107. — Appareils hyobranchiaux de SOLIPÈDES
Vue latérale droite (ad nat.)

1. *Equus caballus* L.
2. *Equus zebra* L.
3. *Equus asinus* L.
4. *Equus hemionus* Pall.
5. *Tapirus americanus* L.

d) Chez certains Mammifères (et nous n'avons vu qu'*Ornithorhynchus* dans ce cas, fig. 105), l'arc hyal est ininterrompu, là aussi, mais *asegmenté* (fig. 105) (on a signalé cette asegmentation, anormalement, chez l'HOMME : 2 cas sur 16 embryons de 3 mois, Bruni). Bien que ce Mammifères soit un des plus primitifs (MONOTRÊMES) nous pensons qu'il dérive d'ancêtres ayant possédé les 3 pièces susdites (nous verrons plus loin qu'il est curieux de trouver chez lui des pièces osseuses qui correspondent comme situation à Sth, Ceh, Hyh) ; nous n'avons pas eu d'embryons à notre disposition mais il nous paraît probable que l'asegmentation de l'arc hyal doit s'observer à tous les stades, qu'elle n'y est pas ontogénétiquement mais phylogénétiquement acquise ; cette *homocontinuité partielle* (*Delphinus*) ou *totale* (*Ornithorhynchus*) est adaptative, c'est-à-dire répond à des nécessités fonctionnelles que nous ne savons préciser ; quand elle est initiale, nous pouvons dire qu'elle n'est que très précoce ; on peut en effet réduire certaines différences à une question de temps ; par exemple entre le basihyal et le thyrohyal nous verrons l'homocontinuité se faire à des époques très diverses du développement : tôt dans la chondrogénèse chez *Ovis aries* ou très tard durant l'ostéogénèse chez *Homo*.

Enfin, tout près des Poissons, chez les Amphibiens et les Reptiles, nous avons constaté que l'arc hyal ou un autre arc pouvait être homocontinu partiellement ou totalement ; rappelons aussi que chez les Amphibiens nous avons fait grand cas de certaines variations comme par exemple celle (signalée par Drüner) de l'homocontinuité d'un arc à droite et de sa segmentation normale à gauche chez le même individu.

En résumé : l'arc hyal des Mammifères est typiquement formé de 4 pièces initiales (Tyh, Sth, Ceh, Hyh) et de 3 définitives (Sttyh, Ceh, Hyh) qui peuvent être homologuées à celles de l'arc type des Poissons (fig. 106) ; dans certaines espèces une ou deux de ces pièces peuvent s'atrophier ou disparaître ou devenir homocontinues (fig. 107).

2° ARC HYAL ET STAPES. — Nous avons vu que l'extrémité dorsale de l'arc hyal était formée par un centre cartilagineux intratympanique, le latérohyal ou tympanohyal (Tyh). Aux stades membraneux cette extrémité est plus compliquée ; elle est bifide ; le Tyh forme une branche externe ; une bande cellulaire, l'*interhyal* (Broman) prolongée en dedans par l'ébauche du *stapes* forme l'autre branche, interne (fig. 108).

Cette continuité entre l'arc hyal et le stapes a été avancée par Reichert (1837) et depuis confirmée par un grand nombre d'auteurs (Gaupp, Kallius, Goodrich, Broman, etc.). Dans la fourche susdite, c'est-à-dire entre le stapes en dedans et le latérohyal en dehors, passe le nerf VII (qui, ensuite, contourne la face postérieure du latérohyal pour sortir de la caisse entre celui-ci et la capsule otique, immédiatement au-dessous de la crista parotica, et, lorsque le latérohyal s'est soudé à cette crista, pour sortir par une incisure qui représente un foramen stylomastoïdien primitif) (fig. 108).

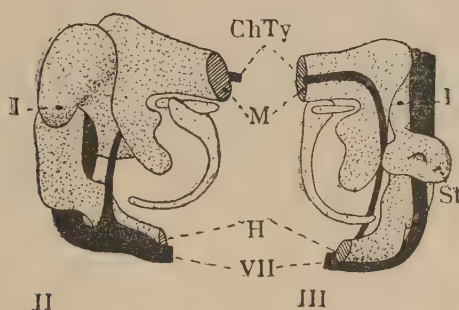


Fig. 108. — Vue de l'extrémité dorsale des arcs hyal et mandibulaire droits
Embryon humain, d'après Broman, vues externe et interne

En clair : os tympanal et gonial.

Cette bifidité de l'extrémité hyale a été rapprochée de celle des **Sauropsidés** par Goodrich (1917, 1931) et de celle de certains embryons de **TÉLÉOSTOMES** par Schmalhausen (1923) ; nous avons déjà exposé la conception de ce dernier à propos des **Amphibiens** et des **Reptiles** ; elle s'applique aussi aux **Mammifères** et chez ceux-ci on peut considérer interhyal + stapes comme représentant un infrapharyngohyal des **Poissons** et la partie interne de la columelle des **Amphibiens**, **Reptiles** et **Oiseaux** ; le latérohyal ou Tyh correspondrait alors à un suprapharyngohyal des **Poissons** et au processus dorsal de l'extra-columelle des **Sauropsidés** ; ces homologues ont été bien schématisées par Schmalhausen et Goodrich (fig. 63 et 33).

Rappelons que chez les *Sauropsidés* la columelle atteignait la membrane du tympan, s'y encastrait et constituait à elle seule l'appareil transmetteur des sons de l'oreille moyenne. Chez les *Mammifères* elle s'est réduite au *stapes* ; sa portion extrastapédiale a disparu (sauf le Tyh ou processus dorsal) et 2 pièces nouvelles dérivées de l'arc mandibulaire (*Incus* ou Carré, *Malleus* ou partie

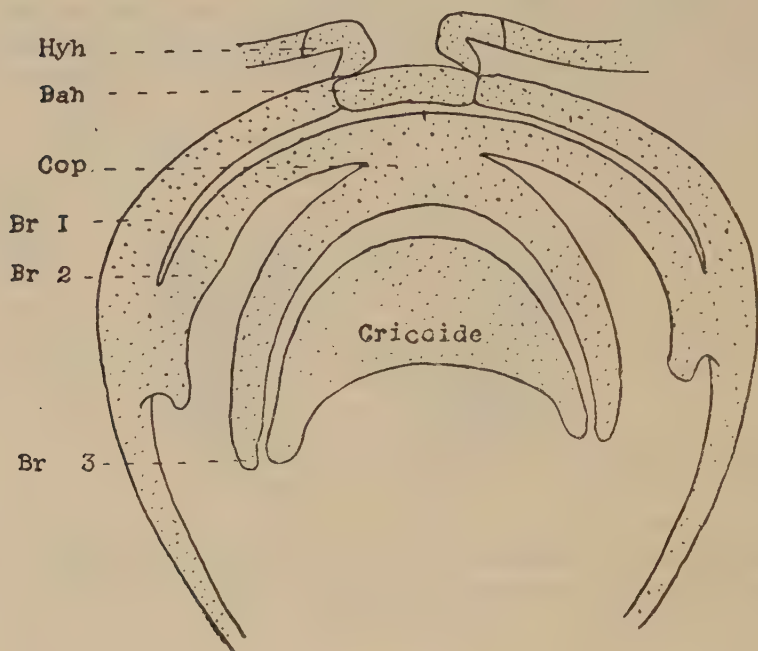


Fig. 109. — Fœtus d'ECHIDNA (25 mm. d'après Edgeworth), vue ventrale

Cette figure montre l'indépendance de Bah et l'absence d'une copule thyroïdienne nettement individualisée. Br 2 est homo continu avec la partie moyenne de Br 1.

articulaire du cartilage de Meckel) sont venues s'interposer entre le stapes et le tympan.

L'exposé précédent est conforme à la théorie de Reichert, Gaupp, etc., théorie qui est, sinon dans tous ses détails, du moins dans ses données principales, la plus universellement admise ; elle a eu cependant des opposants auxquels nous avons déjà fait allusion mais pour plus de détails nous renvoyons à d'autres ouvrages.

3° ARC BR 1. — L'arc Br 1 chez l'embryon n'est représenté que par une ébauche mésenchymateuse ventrale (sans lien avec le squelette axial) aussi étendue que le sera l'élément définitif ; y appa-

raît un centre de chondrification ou thyrohyal qui peut être homologué à un Hybr 1 ; ainsi en est-il chez *Homo*, *Sus scrofa dom.* (Kallius, 1897, 1910) ; *Lepus cuniculus* (De Beer et Woodger, 1930) ; *Ovis aries*, *Canis familiaris*, etc. ; il est probable que ce mode de développement est le même chez tous les Mammifères (fig. 96).

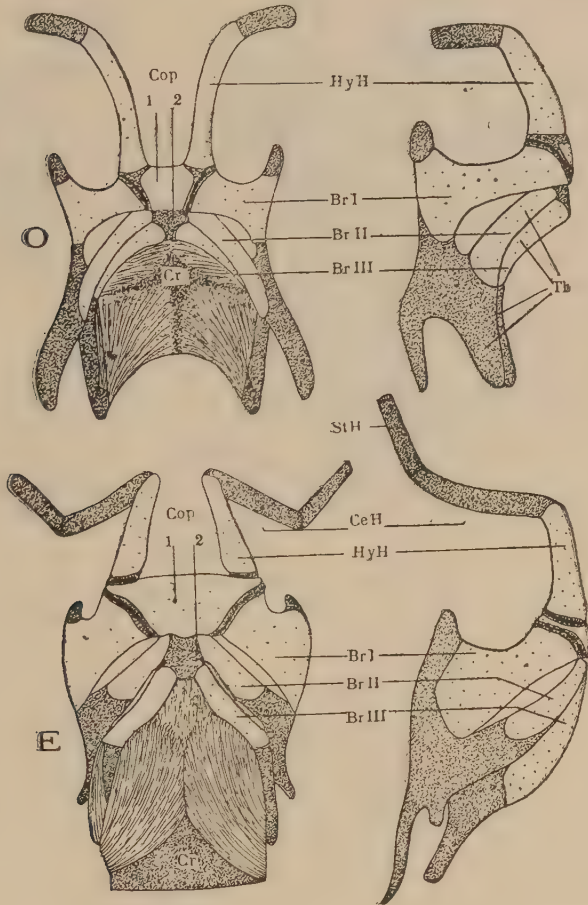


Fig. 110. — Appareils hyobranchio-laryngés d'ORNITHORHYNCHUS ANATINUS SHAW (O) et d'ECHIDNA ACULEATA SHAW (E). — Vues ventrales et latérales droites
Cartilage, en foncée ; os, en plus clair (d'après Goeppert).

Chez tous les Mammifères étudiés, l'extrémité dorsale de Br 1, aux stades membraneux initiaux, se recourbe caudalement et se continue dans l'ébauche latérale du thyroïde. Chez *Sus* cette union ne s'accroît pas par la suite (fig. 96 et 97) ; chez *Ovis aries*, chez *Homo*, etc., il se développe dans cette trainée mésenchymateuse la

corne craniale du cartilage thyroïde ; cette corne acquiert un plus ou moins grand développement chez les différentes espèces adultes (et même chez les individus dans une même espèce) : ainsi

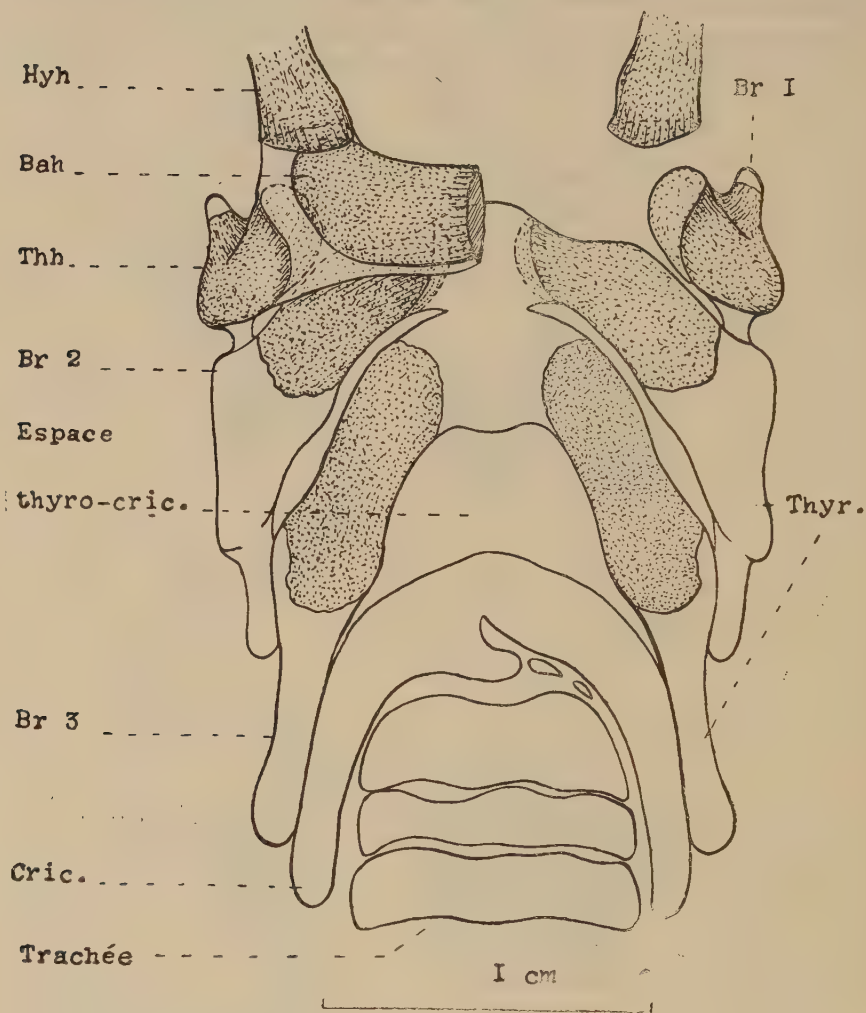


Fig. 111. — Appareil hyobranchio-laryngé l'*ECHIDNA ACULEATA* SHAW, adulte
Vue ventrale. La moitié gauche du basihyal a été resequée. Méthode de Spalteholz. En clair : le cartilage ; en grisé : l'os.

chez *Homo* le développement de la corne est modéré mais il s'interpose souvent entre elle et l'extrémité dorsale du cartilage thyrohyal un nodule ou cartilage tritricé ; chez *Ovis aries*, *Bos taurus*, etc., la corne arrive au contact du thyrohyal (fig. 95) ; chez *Canis*

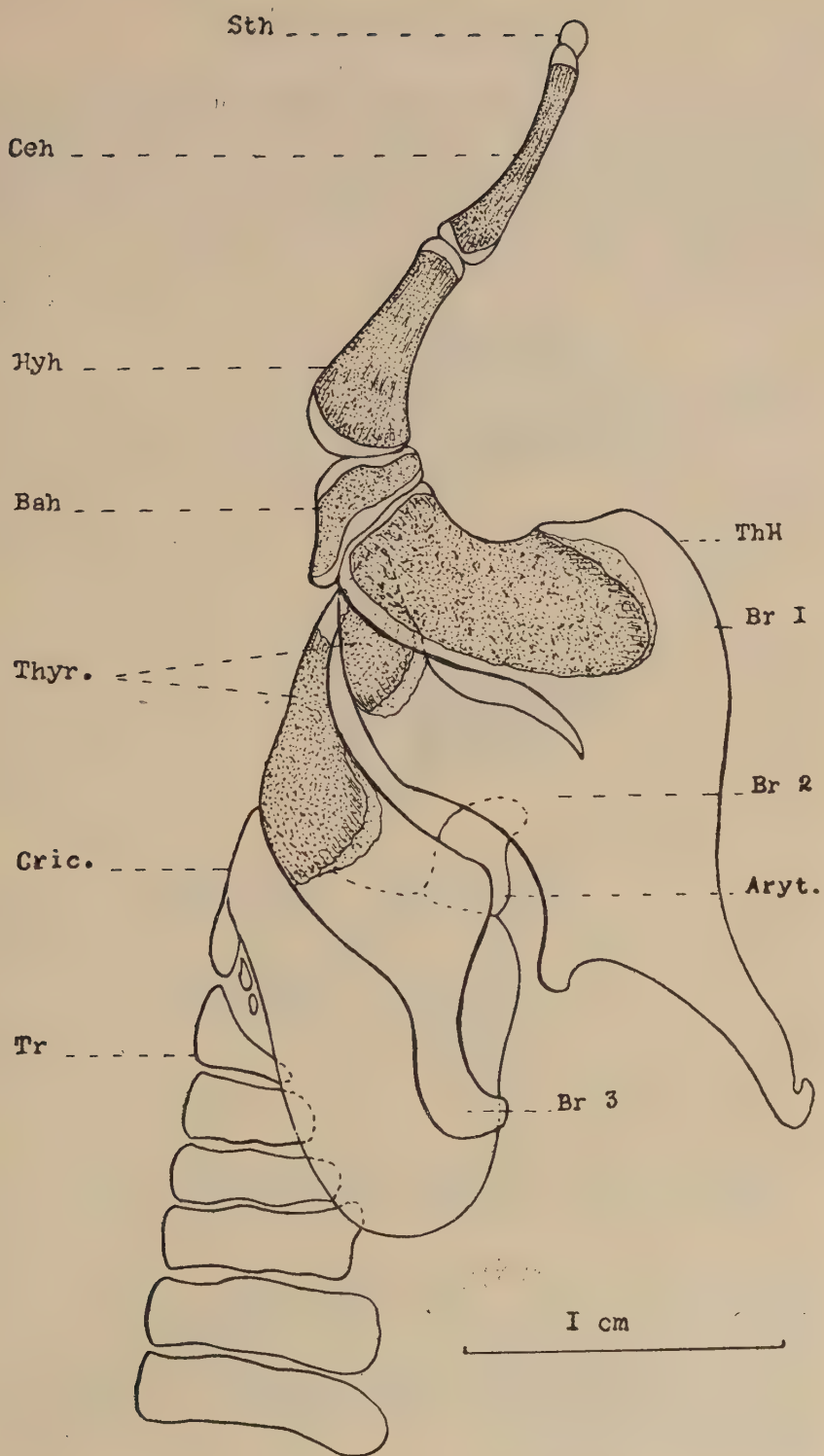


Fig. 112. — Idem. Vue latérale gauche

familiaris il y a fusion entre ces deux éléments (fig. 100) (anormalement aussi chez *Homo*, fig. 94). Chez les MONOTRÊMES, il y a un rapprochement plus étroit entre thyrohyal et thyroïde et une large fusion entre eux ; chez *Echidna* la fusion porte entre l'extrémité dorsale de la partie supérieure (Br 2) du thyroïde et la partie

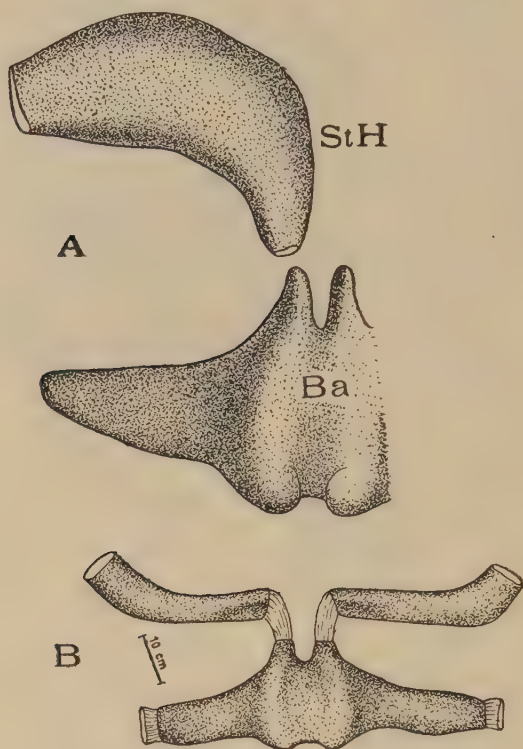


Fig 113. — Appareils hyobranchiaux de Mysticetes

A. — *Balaenoptera schlegelii* Flower adulte (Van Béneden et Gervais).

B. — *Balaena biscayensis* Eschricht, adult. Collection du Muséum.

Absence de Ceh, Hyh, à moins que ces derniers ne se soient soudés au corps de l'hyoïde.

moyenne du thyrohyal ; ce dernier, c'est-à-dire l'arc Br 1, est beaucoup plus étendu que chez les autres Mammifères (fig. 109).

Les images d'*Echidna*, *Canis*, *Ovis*, *Homo*, *Sus*, disposées successivement, montrent les degrés transitionnels de disjonction entre Br 1 et le thyroïde.

On verra plus loin que la partie craniale du cartilage thyroïde représente l'arc Br 2 et que sa partie caudale équivaut à Br 3 ; ceci est très net chez les MONOTRÊMES (fig. 110 et 111) ; chez ces animaux il y a même plus de liaison entre Br 1 et Br 2 qu'entre Br 2 et Br 3 alors que chez les autres Mammifères Br 2 et Br 3 sont tellement fondus l'un dans l'autre qu'il a fallu inventer le mot de cartilage thyroïde pour en dénommer le résultat.

Toutes ces différences de liaison entre Br 1 et Br 2 répondent vraisemblablement à des nécessités fonctionnelles, à une plus ou moins grande solidarité entre Thh et thyroïde, appareil hyoïdien et larynx. Mais ce cartilage (corne thyroïdienne) unissant les extrémités dorsales de deux arcs (ou l'extrémité dorsale de l'arc le plus caudal à l'arc précédent, *Echidna*) est-il une néoformation ? Ou bien la corne thyroïdienne est-elle l'extrémité dorsale de Br 2 ?

Nous inclinons vers cette dernière hypothèse : cette extrémité est plus ou moins développée (selon les besoins) ; très écartée de Thh c'est-à-dire très régressée (*Sus*) ou fragmentée par régression (*Homo*) ou très rapprochée (*Ovis*) ou même fusionnée (*Canis*, MONOTRÊMES, fig. 110, 111, 112) et dans ces derniers cas beaucoup moins régressée.

La fusion entre deux arcs atrophiés ne doit pas nous surprendre ; nous en avons vu des exemples pour les arcs les plus caudaux des Poissons (fig. 23 et 34), des Amphibiens (fig. 48) ; ces arcs qui ont perdu leur attache au squelette axial ont tendance à s'appuyer sur celui ou ceux qui les précèdent, à s'y lier ligamenteusement ou même à se fusionner avec eux (commisure terminale des Amphibiens) ; chez les ANOURES par exemple, les arcs extrêmes (réduits à leur pièce Cebr) n'atteignant ni la ligne médio-ventrale, ni le squelette axial dorsal, se soudent entre eux (fig. 45).

4° COPULE. — Au stade membraneux l'ébauche de l'arc hyal et celle de Br 1 confluent dans un blastème médioventral ; dans ce dernier apparaît un centre de chondrification que nous appellerons *Bah* (et non Babr 1 comme la majorité des auteurs : Reichert, 1837 ; Kölliker, 1879 ; Schultze, 1897 ; cités par Kallius, 1897 ; Gaupp, 1905) puisqu'il est situé au carrefour des arcs Prbr 1 et Br 1. L'unité et l'imparité de ce centre a été observée chez *Sus scrofa dom.* et chez *Homo* par Kallius (1897, 1910) ; chez un embryon de *Bos taurus dom.* Kallius distingue en avant du centre précédent

une condensation procartilagineuse fugace (Bah selon lui) dont l'individualité reste discutable et qui ne pourrait correspondre, selon nous, qu'à un élément préhyal, analogue au processus lingual des

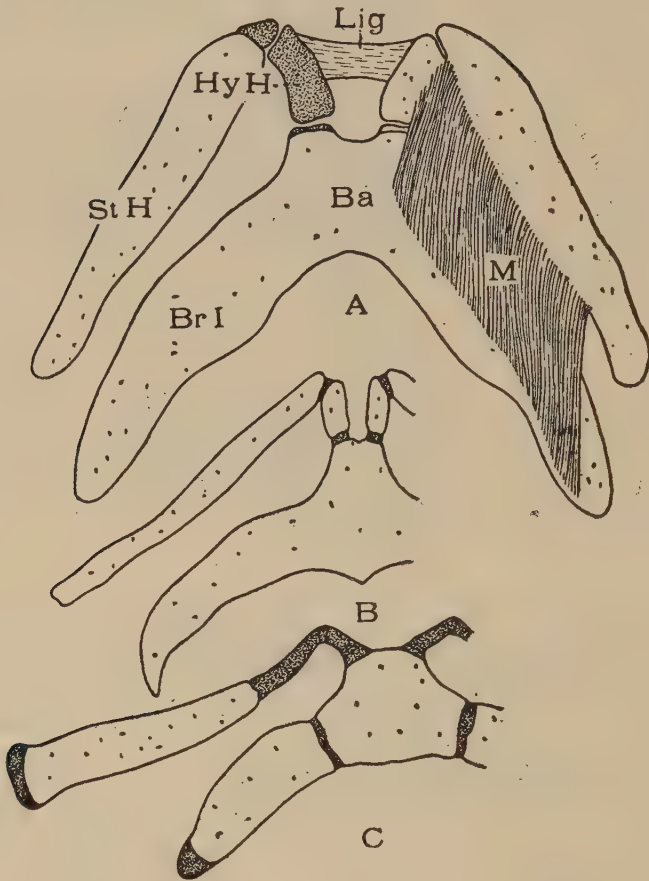


Fig. 105. — Appareils hyobranchiaux d'Odontocètes adultes (Anthony et Coupin)

- I. — *Mesoplodon* de la Hougue (muscle interhyobranchial).
- II. — *Phocaena communis* Cuv.
- III. — *Grampus griseus* Cuv., animal probablement jeune.

autres classes de Vertébrés. Il y a des Mammifères adultes qui possèdent un fort processus lingual (*Equus caballus*, par exemple, fig. 107), mais il est probable qu'il s'agit là d'un processus néoformé

ou tout au moins en grande partie néoformé. Formes rudimentaires de ce processus sont le ou les nodules cartilagineux, parfois même ossifiés (Blandin) que l'on rencontre contre le corps de l'os hyoïde, à la base du septum lingual des Mammifères divers (dont l'HOMME) et que certains auteurs ont considérés comme des restes du processus lingual des Reptiles (Meckel, Oppel, Nusbaum et Markowski, 1897 ; Gaupp, 1905).

De Beer et Woodger (1930) voient dans le blastème copulaire hyoïdien de *Lepus cuniculus* s'ébaucher une copule cartilagineuse transversalement bilobée ; il est probable, selon nous, qu'il s'agit là d'une néoformation, d'une modification acquise quoique très précoce dans l'ontogénèse ; les RONGEURS ont un corps hyoïdien extrêmement développé. A propos des modalités de l'appareil hyobranchial nous reviendrons sur les différentes modifications de forme du corps hyoïdien chez les Mammifères. Disons simplement ici qu'en général le développement (*Sus* par exemple) nous montre une copule qui initialement a un aspect primitif (aspect qui se conserve ou se perd ensuite) qui la rapproche d'un basibranchial de Poisson.

Un fait très intéressant nous est fourni par l'évolution des rapports du Bah avec le Thh. Alors que presque tous les Mammifères gardent leur hétérocontinuité entre Bah et Hyh, par contre un grand nombre (RUMINANTS, CÉTACÉS, etc.) voient le Thh perdre son indépendance et devenir homocontinu avec Bah (fig. 95, 113 et 114) ; cette fusion se produit à des moments variables de l'ontogénèse suivant les espèces ; chez certains (*Homo*) elle est très tardive et ne se montre qu'à la fin des transformations osseuses. Nous avons déjà vu des exemples d'homocontinuité ontogénétiquement secondaire chez les Amphibiens et chez les Reptiles et aussi dès les Poissons. C'est sous des influences mécaniques qu'elle doit se produire. Dans un paragraphe précédent nous nous sommes appuyés sur cette homocontinuité ontogénétiquement secondaire pour admettre une homocontinuité phylogénétiquement acquise et alors apparante dès les plus jeunes stades embryonnaires.

5° ARCS BR ET LARYNX. — Ce qui a été dit à propos des Amphibiens, des Reptiles et des Oiseaux montre l'intimité des rapports (secondaires, il est vrai) du larynx avec les arcs Br les plus caudaux ; c'est pour servir de soutien aux éléments enveloppant l'aditus laryngé que s'hypertrophient les processus thyreoïdei (Br 2 suivant Gaupp) des ANOURES (fig. 61 - 62) ; chez les AGLOSSES ils

arrivent à se dissocier de l'appareil hyobranchial pour devenir laryngiens (fig. 53) ; chez les Reptiles les arcs gardent leur indé-

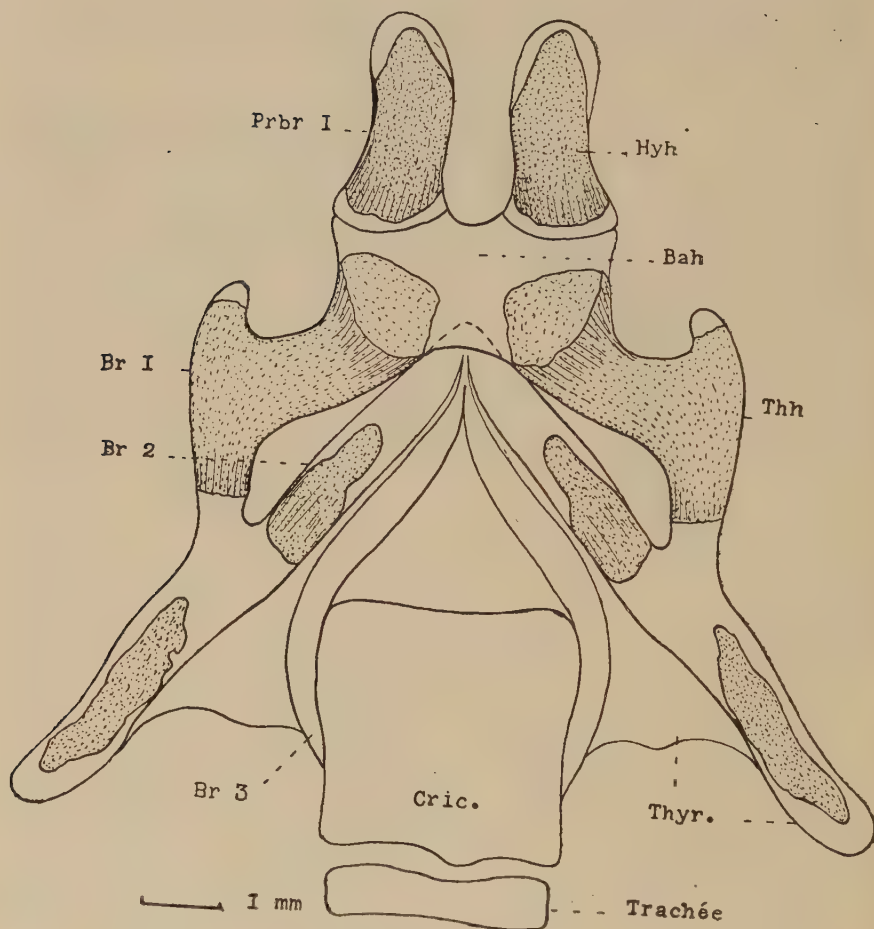


Fig. 115. — Vue de face de l'appareil figuré en 105.

pendance mais les rapports sont très étroits entre la copule et les cartilages laryngés ; celle-ci forme parfois un plastron ventral pro-

tecteur à ceux-là (fig. 76 et 81).

Les Mammifères sont caractérisés par la présence d'un cartilage thyroïde dont l'origine biarcuale a bien été démontrée chez les MONOTRÊMES (Dubois, 1886 ; Goeppert, 1901 ; Gegenbaur, 1886) (fig. 105, 110 et 115).

Nous avons pu nous procurer un exemplaire des deux représentants de cet ordre rare et, après les avoir examinés soigneusement, nous confirmerons les descriptions classiques en y ajoutant cependant quelques modifications intéressantes : chez les MONOTRÊMES il n'y a pas à proprement parler un cartilage thyroïde mais 3 arcs successifs : Br 1, Br 2, Br 3 courts et larges ; Br 1 est l'homologue du Thh des autres Mammifères mais est ici beaucoup plus

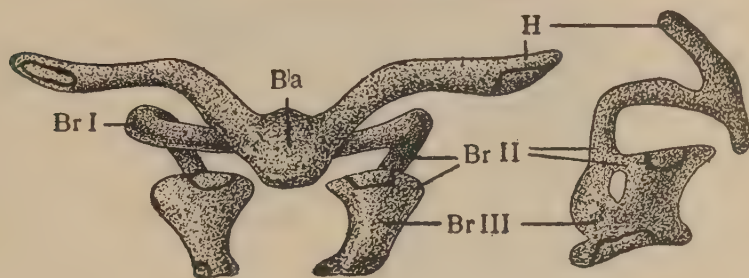


Fig. 116 Développement de l'appareil hyobranchial et laryngé
chez un embryon humain de 30 à 40 jours (Kallius)
Vues ventrale et latérale

allongé ventro-dorsalement ; Br 2 et Br 3 répond à la totalité de leur cartilage thyroïde mais Br 2 est plus uni avec Br 1 qu'avec Br 3 (fig. 105 et 115). Ainsi qu'il a été déjà dit, la fusion entre Br 2 et Br 1 ne se fait pas par les extrémités dorsales de ces arcs mais entre l'extrémité dorsale de Br 2 et la partie moyenne de Br 1 (fig. 109). Chez *Ornithorhynchus* Br 3 n'est uni qu'assez faiblement à Br 2, par sa pointe ventrale, tandis qu'il est collé solidement (mais ligamenteusement) aux flancs du cartilage cricoïde et par conséquent plus solidaire de ce dernier (fig. 115).

Chez *Echidna* et *Ornithorhynchus* Goeppert et Dubois figurent à la jonction des arcs Br 2 et 3 une copule thyroïdienne bien individualisée ; chez *Echidna* adulte observé par nous, ces deux

arcs s'unissent sur la ligne médioventrale de la même façon que chez l'embryon reconstruit par Edgeworth (1917) (fig. 109 et 111). Il y a homocontinuité entre les deux paires d'arcs sans élément indépendant interposé. Chez *Ornithorhynchus* observé par nous l'existence d'une copule est encore moins nette. Nous ne mettons pas en doute les observations des auteurs précédents ni celles de ceux qui ont pu voir une copule thyroïdienne chez des embryons. Nous admettons cependant qu'il y a sans doute des variations individuelles.

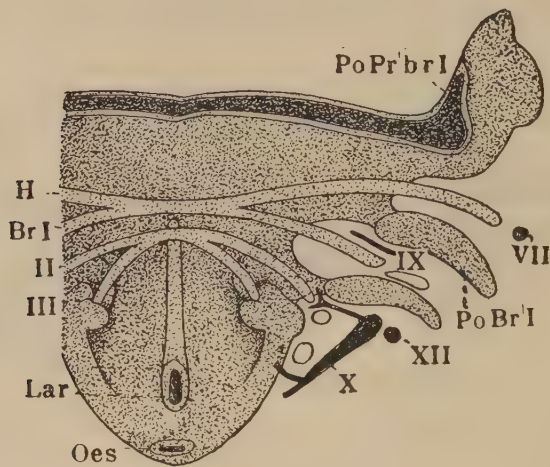


Fig. 98. — Embryon d'Echidné

Projection schématique des arcs et de l'aditus laryngé sur la paroi ventrale du pharynx (Goeppert). — Arcs squelettiques : H. Br. I, II, III, poches viscérales (Po Pr br 1, Br 1). En sombre, cavité bucco-pharyngée.

(De même, chez *Echidna*, nous trouvons un basihyal cartilagineux indépendant, par contre chez *Ornithorhynchus* le Bah est homocontinu avec les Thh.).

Chez les autres Mammifères étudiés, l'origine biarcuale du thyroïde est beaucoup moins nette, même aux stades précoces de l'ontogénèse ; elle est discutée ; Kallius chez *Homo* (1897) voit apparaître dans le blastème primitivement unique de chaque lame

thyroïdienne deux centres de chondrification (cranial et caudal) (fig. 116) qu'il interprète comme ébauches des arcs Br 2 et 3 tandis que la perforation latérale dont cette lame est fréquemment le siège chez *Homo* et beaucoup d'autres Mammifères serait le reste de l'espace interarcual. Par contre His (1885), Soulié et Bardier (1907), Frazer (1910) voient dans ce foramen une formation secondaire et avancent que seul l'arc Br 2 participe à la formation de la lame thyroïdienne ; Edgeworth (1917) concilie tous ces auteurs en concluant que le thyroïde est biarcual chez les MONOTRÊMES et monoarcual chez les autres Mammifères ; nous inclinerons cependant vers l'opinion de Kallius, d'autant plus que De Beer et Woodger (1930) chez *Lepus cuniculus* confirment les observations de cet auteur en décrivant un stade où la lame thyroïde est nettement bilobée dans le sens cranio-caudal.

En ce qui concerne la partie unissante des lames thyroïdiennes, Nicolas a démontré le premier (1894) (chez *Homo*, et ses observations ont été depuis étendues à d'autres Mammifères par Kallius, 1897, 1910 ; par Edgeworth, 1917, etc.) qu'il s'y formait, dans le blastème primitif, un centre cartilagineux, *copule thyroïdienne* ; pour Nicolas, Soulié et Bardier, cette copule n'est pas homologue de celle des MONOTRÊMES à cause notamment de son apparition tardive ; mais l'avis contraire a été émis par Kallius et nous nous y rangerons ; De Beer et Woodger chez *Lepus cuniculus* décrivent cette copule comme naissant par une petite paire de centres cartilagineux situés entre les parties caudales des lames thyroïdes.

Vialleton (1911), dont on sait les idées antitransformistes, s'est élevé contre toutes ces homologues arcuales et copulaires, s'appuyant surtout, d'après les travaux de Soulié, sur l'apparition tardive des cartilages laryngés, apparition qui se fait après que les arcs membraneux et les fentes branchiales se sont effacées. Mais cette raison ne suffit pas. Nous avons déjà dit qu'un organe rudimentaire, purement vestigial, pouvait apparaître tardivement et même, lorsqu'il était anormal, pouvait n'apparaître pas du tout ; c'est pourquoi il est nécessaire de donner autant de valeur aux documents d'anatomie comparée ; si nous n'avions à notre disposition que les images de l'HOMME et des animaux domestiques adultes et embryonnaires, nous pourrions avoir des doutes sur l'origine arcuale et copulaire du thyroïde, mais l'examen des MONOTRÊMES, aux stades embryonnaires (fig. 117), adultes, sont parfaitement démonstratifs des idées que nous avons exposées.

C. — TRANSFORMATIONS OSSEUSES. — Chez les Mammifères la transformation osseuse de l'appareil hyobranchial est en général totale. Cependant, lorsque l'appareil est très régressé, les pièces les plus réduites peuvent rester cartilagineuses.

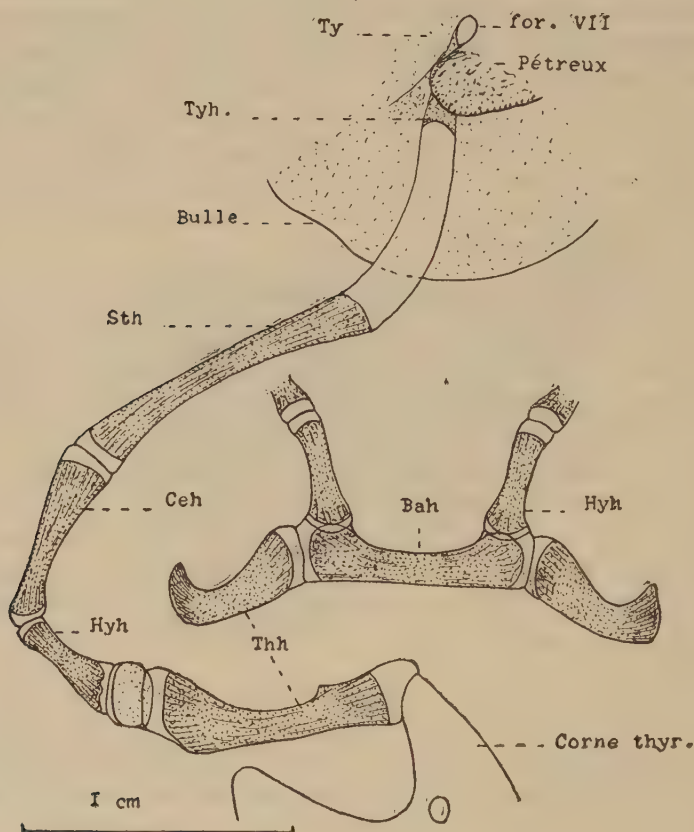


Fig.. 118. — Vue latérale g. et vue ventrale de l'appareil hyobranchial de *FELIS CATUS* L., adulte (Méthode de Spalteholz

En grisé : l'os ; en clair : le cartilage.

Plus les pièces arcales persistantes sont regressées, plus l'ossification est tardive en général et inversement (Augier, 1931).

Il ne se forme pas plus de pièces osseuses définitives (sauf

lorsque l'arc hyal est insegmenté) qu'il n'existe d'abord de pièces cartilagineuses. Chacune naît par 1 centre d'ossification, rarement 2 rapidement fusionnés.

ossification est parallèlement double : l'extrémité dorsale soudée

Le *stylo-tympano-hyal* a une double origine particulière et son à la capsule otique chondrocranienne s'ossifie, ainsi que tout son trajet intratympanique, par *extension du pétreux* (*Homo*, Augier), ou par un centre plus ou moins indépendant (*Ovis aries*).

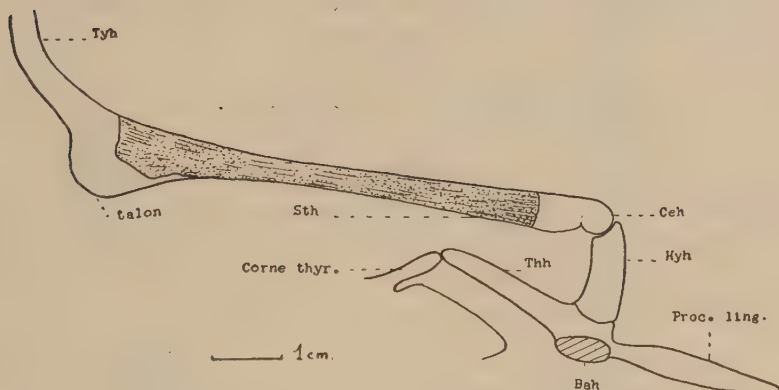


Fig. 119. — Vue latérale de l'appareil hyobranchial d'un fœtus d'*EQUUS CABALLUS* L (long. de tête : 250 mm. (Méthode de Spalteholz)

En clair : le cartilage ; en gris : l'os.

Bien au-dessous apparaît un *centre stylohyal*, qui quelquefois finit par se réunir tardivement au précédent (apophyse styloïde du temporal, *Homo*), mais le plus souvent, surtout chez les animaux dont l'arc hyal est très fonctionnel, reste séparé du précédent par un îlot cartilagineux plus ou moins long (*arthrohyal* de certains auteurs), qui rend ainsi mobile le reste de l'arc (fig. 104).

Le *cératohyal*, l'*hypohyal* naissent chacun par 1 centre (fig. 98 et 118, 130).

Le *basihyal* naît le plus souvent par 1 centre médian (*Homo*, Augier ; fig. 101 et 119). Mais nous l'avons vu double chez un fœtus d'*Ovis musimum* de 25 cm. (fig. 99). Chez les animaux dont le corps hyoïdien devient très volumineux (*Lepus cuniculus* L.) et

muni d'apophyses dues à l'extension des muscles qui s'y insèrent, le Bah peut présenter des centres accessoires. Nous n'avons pas eu de stades assez avancés d'*Equus caballus* pour dire si le processus lingual, si développé chez ces animaux adultes (fig. 107, 119), avait une ossification propre ; il est probable que non.

Le *thyrohyal* n'a qu'un centre osseux (fig. 104) chez toutes les espèces examinées. Augier met en doute l'existence d'un centre complémentaire (Rimbaud et Renault) chez *Homo*.

Nous citerons un certain nombre d'exemples pour appuyer et compléter les généralités précédentes :

A) Cas d'un appareil très fonctionnel :

Nous avons suivi, avec un très abondant matériel, les processus d'ossification chez *Ovis aries*, qui comme tous les RUMINANTS, possède une chaîne hyoïdienne puissamment développée ; laissant de côté les petits détails et ne retenant que ceux qui intéressent notre thèse, nous signalerons les points suivants :

Le développement osseux (comme le cartilagineux) est régulier ; sur plus de 200 embryons nous n'avons relevé qu'une seule anomalie importante, dont nous parlerons plus loin, à propos des modalités individuelles.

Chez *Ovis aries* le Sth apparaît le premier et *précocement* vers VC = 50 mm. (1) par un centre situé non loin du crâne, un peu en avant d'une apophyse en forme de « talon » sur laquelle s'insère un muscle venu du processus paracondylien de l'exoccipital (fig. 98) ; ce centre s'étend progressivement du côté ventral, beaucoup moins vite dorsalement car le « talon » près duquel il naît n'est envahi par le tissu osseux qu'au stade de 300 mm.

Tous les autres centres apparaissent tardivement (un peu avant et un peu après la naissance) et dans l'ordre : Hyh, Ceh, Bah. Hyh et Ceh se montrent à des temps voisins ; Bah nettement plus tard.

Bos taurus dom. dont l'appareil hyoïdien est très comparable à tous points de vue à celui d'*Ovis aries*, a un développement parallèle : précoce apparition du Sth (avant 54 mm.), ossification précoce du Tyh, naissance beaucoup plus tardive des autres centres.

Chez les CARNIVORES l'appareil est un peu moins puissant que chez les précédents ; l'ossification est un peu plus tardive. Ainsi

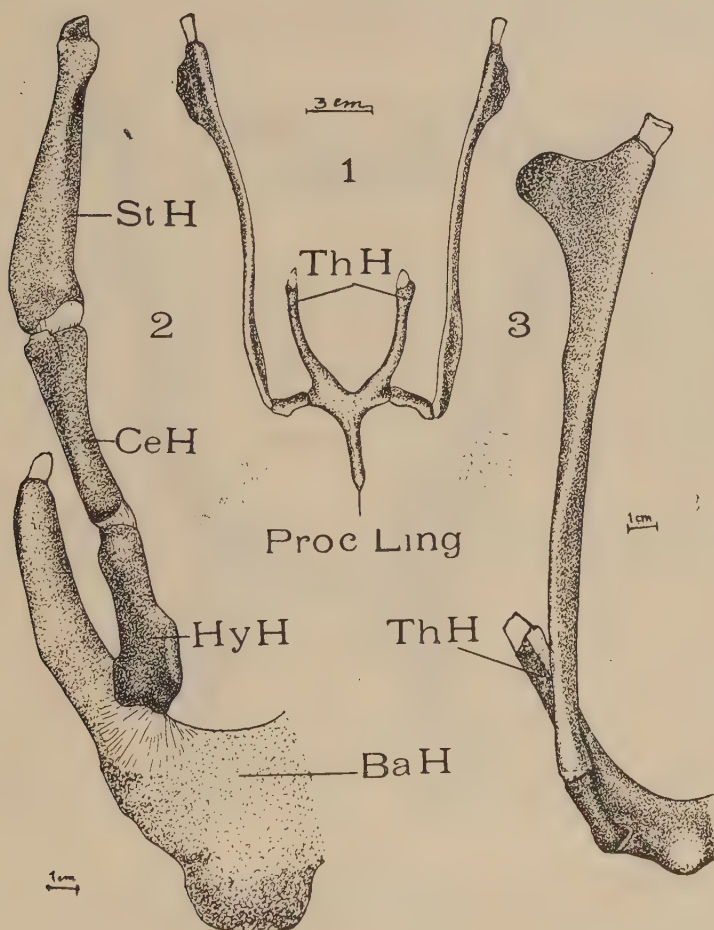


Fig. 120. — Appareils hyobranchiaux d'Ongulès vues dorsales

- I. *Equus caballus* L.
- II. *Hippopotamus amphibius* L.
- II. *Rhinoceros bicornis* L.

chez un fœtus de *Felis catus dom.* de VC = 91 mm. le Bah seul existe encore peu développé ; à la naissance on observe Bah, Sth, Ceh, Thh ; Hyh n'apparaît qu'au cours du premier mois post partum.

Chez *Canis familiaris* le Sth apparaît le premier mais seulement à VC = 95 mm., puis viennent à partir de la naissance : Bah, Ceh, Thh, Hyh. Les différences dans l'ordre d'apparition des centres sont très difficiles à interpréter.

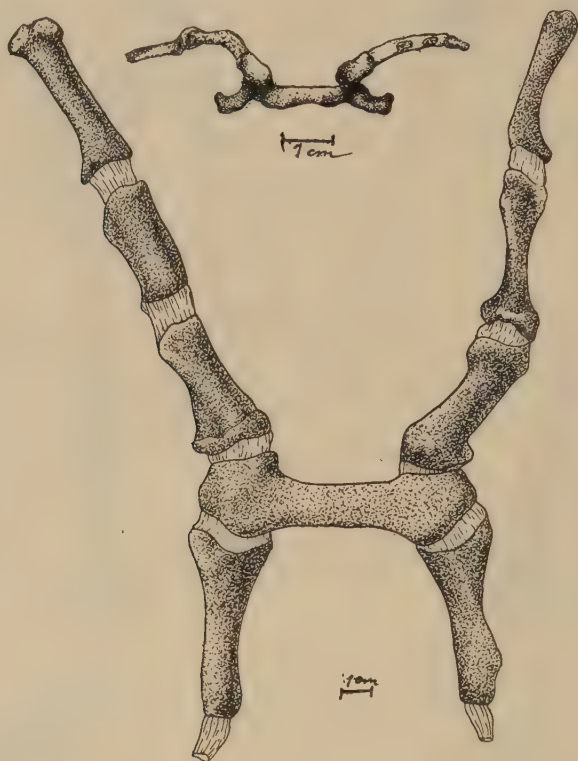


Fig. 121. — Appareils hyobranchiaux de Carnivores pinnipèdes (Phoque et Morse)

I. — *Phoca vitulina* L. (en haut), jeune, Ceh cartilagineux avec deux points d'ossification.

II. — *Trichechus rosmarus* L.

B) Cas d'un appareil peu fonctionnel :

Chez *Homo adulte*, le Ceh normalement n'existe pas ; Hyh est réduit à un grain ; Sth est court et grêle.

Conséquemment l'ossification est très tardive : Thh et Bah apparaissent vers la naissance (Augier) ; Sth ne se montre que

vers la troisième ou quatrième année (Rambaud et Renault, Bruni); plus tardivement encore s'ossifie Hyh (9 à 16 ans, Breschet, Rambaud et Renault, Bruni, cités par Augier).

c) Cas où l'arc hyal fœtal cartilagineux et partiellement homo-continu :

C'est celui du fœtus de *Delphinus delphis* déjà cité ; mais il est trop jeune pour être pleinement utilisé ici ; dans l'arc hyal Sth osseux seul est apparu ; par ailleurs on voit Bah et le début du centre Thh (fig. 104).

Chez *Equus caballus* nous avons supposé une homocontinuité secondaire entre Sth et Ceh cartilagineux. Le centre osseux Sth apparaît assez précocement ; nous n'avons pas eu le matériel nécessaire pour voir naître les autres centres ; à VC = 280 mm. Sth existe seul encore ; mais il se forme plus tard un Ceh osseux très petit puisque les classiques (Montané et Bourdelle) le signalent chez l'adulte.

La présence de ce noyau osseux est pour nous une preuve de l'indépendance phylogénétiquement primitive d'un Ceh cartilagineux.

Mais il existe des animaux adultes (fig. 3, 120) où il n'y a pas de Ceh osseux indépendant ; on peut alors supposer que Ceh, aussi bien osseux que cartilagineux, a, secondairement, dans l'évolution, perdu son indépendance ; on peut aussi admettre la réduction extrême puis la disparition de Ceh, disparition compensée par un allongement de Sth.

d) Cas où l'arc hyal fœtal cartilagineux est totalement homoconfinu :

Nous ne pourrions faire état que du jeune *Ornithorhynchus*, d'un stade très propice d'ailleurs, déjà utilisé pour l'étude du larynx (fig. 115). L'arc cartilagineux y est donc d'une seule pièce, ne présentant qu'une articulation avec Bah et étant dorsalement en continuité avec le pêtreux.

Il y a apparence d'un tympanohyal formé par simple extension du pêtreux.

Plus ventralement une tige osseuse grêle, soudée à l'apophyse

précédente, représente, à noter avis, le Sth ; enfin, deux autres centres occupent la position de Ceh et de Hyh ; tous ces centres sont comparables à ceux d'*Ovis aries*, des CARNIVORES, etc.; leur présence vient à l'appui de notre hypothèse : l'homocontinuité cartilagineuse de l'arc hyal est phylogénétiquement secondaire.

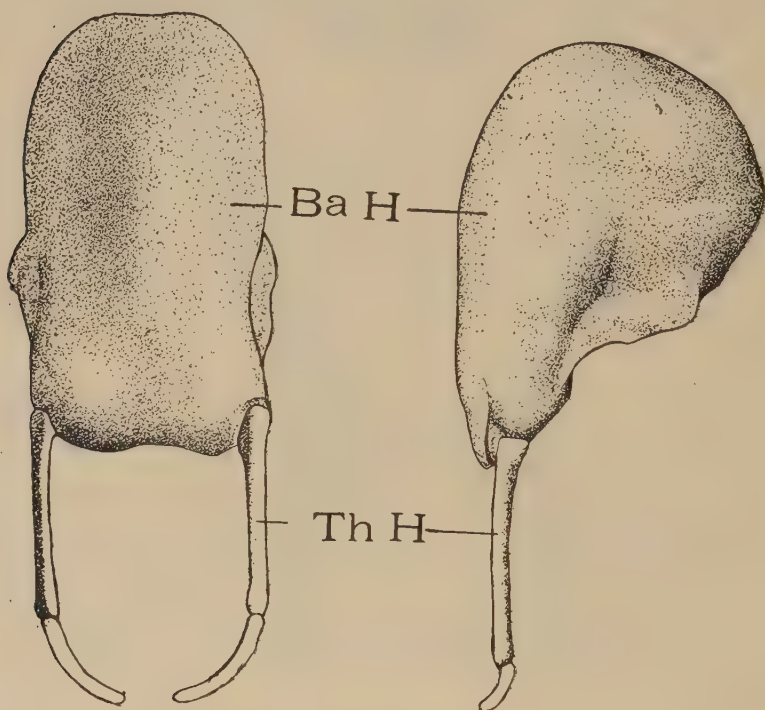


Fig. 122. — Appareil hyobranchial de *CEBUS SENICULUS* SP. d'après Blainville
Face et profil ; le corps est transformé en une vaste caisse de résonance (sac laryngé). Pas de corne hyale.

Par ailleurs, il n'y a pas encore de Bah (Goeppert le figure, sans doute, chez un animal plus âgé, fig. 110). Il y a un **Thh** très développé, sans doute le premier de tous les centres osseux à apparaître. (Br 1 a un centre à peine formé ; il n'y a rien dans Br 2.)

D. — MODALITES SPECIFIQUES DE L'APPAREIL HYOBRANCHIAL. — Nous avons dit au début de ce chapitre que l'appareil hyobranchial des Mammifères était uniforme dans ses traits généraux ; mais il y a des différences intéressantes dans ses détails parmi les espèces, et nous n'envisagerons que quelques cas particuliers, renvoyant pour une description plus systématique à des travaux antérieurs, en particulier au long travail d'Eckhard (1847).

Pour classer ces modalités on ne peut faire appel à la systématique : l'appareil hyobranchial est un appareil régressé, très localisé et influencé surtout par la musculature linguale et qui ne peut jouer qu'un rôle minime dans la classification des espèces ; il se montre très variable dans un même ordre (comparez *Felis catus* et *Felis leo*, fig. 101 et 102) et même dans une même espèce (*Homo*, par exemple).

On ne peut également l'envisager dans son ensemble car il est formé de parties qui peuvent s'adapter différemment ; ainsi :

a) Le thyrohyal est assez indépendant de l'arc hyal (l'un est très développé, l'autre peu chez *Echidna*, fig. 112 ; l'un est moins développé, l'autre plus chez *Ovis*, fig. 98 ; Thh ne varie pas quel que soit le développement de l'arc hyal chez *Homo*, etc.) ;

b) Il n'y a pas grand parallélisme entre l'extension du corps hyoïdien et celle de la grande corne (le corps est petit chez *Ornithorhynchus* et les cornes postérieures sont grandes, fig. 105 ; chez d'autres le corps est élargi transversalement sans que les cornes postérieures se soient modifiées dans le même sens (fig. 121).

c) La chaîne hyoïdienne peut être très régressée et le corps hyoïdien volumineux (*Rongeurs*, *Primates*, fig. 122) ou bien la chaîne est puissamment développée et le corps modérément (*Ruminants*, fig. 106) ;

d) Mais même la chaîne hyoïdienne montre une certaine indépendance dans l'extension de ses propres parties : ventrale, moyenne, dorsale ; ainsi la partie dorsale (Sttyh) est la plus développée des trois chez *Homo* alors que c'est l'inverse chez *Echidna* (fig. 112), chez *Macropus rufus* (fig. 123).

Tout semble donc s'adapter localement. Force nous serait alors de subdiviser l'appareil hyobranchial si nous voulions étudier toutes ses modalités chez les Mammifères ; mais l'intérêt de

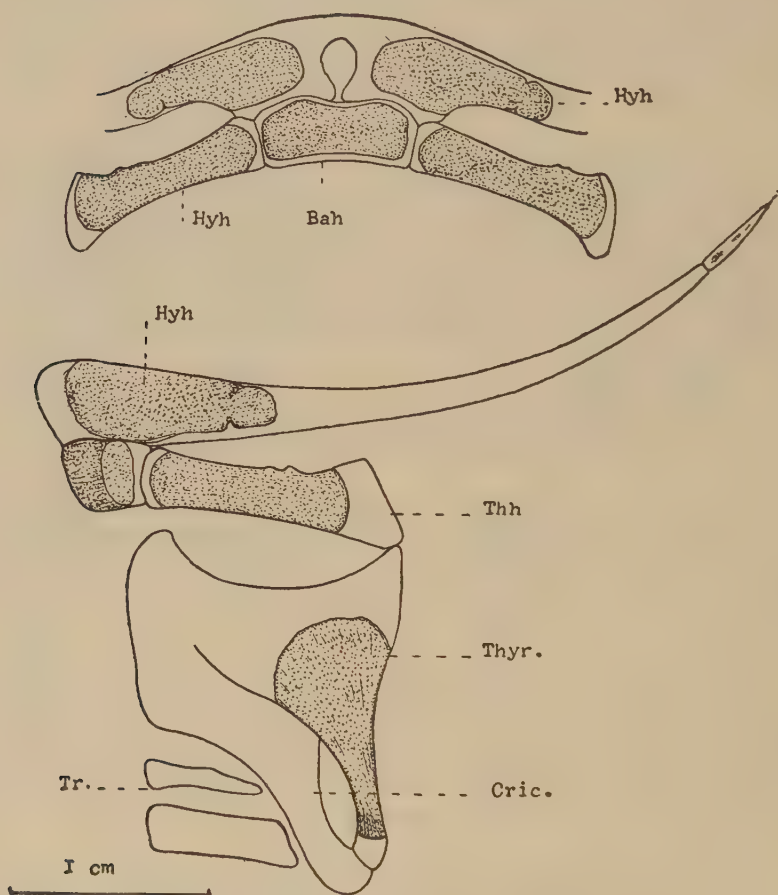


Fig. 123. — Vue latérale g. et vue ventrale de l'appareil hyobranchial de *Macropus rufus* Desm., adulte (Méthode de Spalteholz)

En grisé : l'os ; en clair : le cartilage.

cette étude serait non pas tant d'énumérer que de chercher à subordonner ces variations spécifiques des segments aux facteurs mécaniques ou architecturaux qui les commandent ; cela dépass-

serait le cadre de notre travail. Aussi nous bornerons-nous à quelques exemples destinés surtout à appuyer et compléter les idées générales que nous avons exposées.

ARC HYAL. — 1° Chaîne hyoïdienne complète en 3 pièces osseuses définitives articulées :

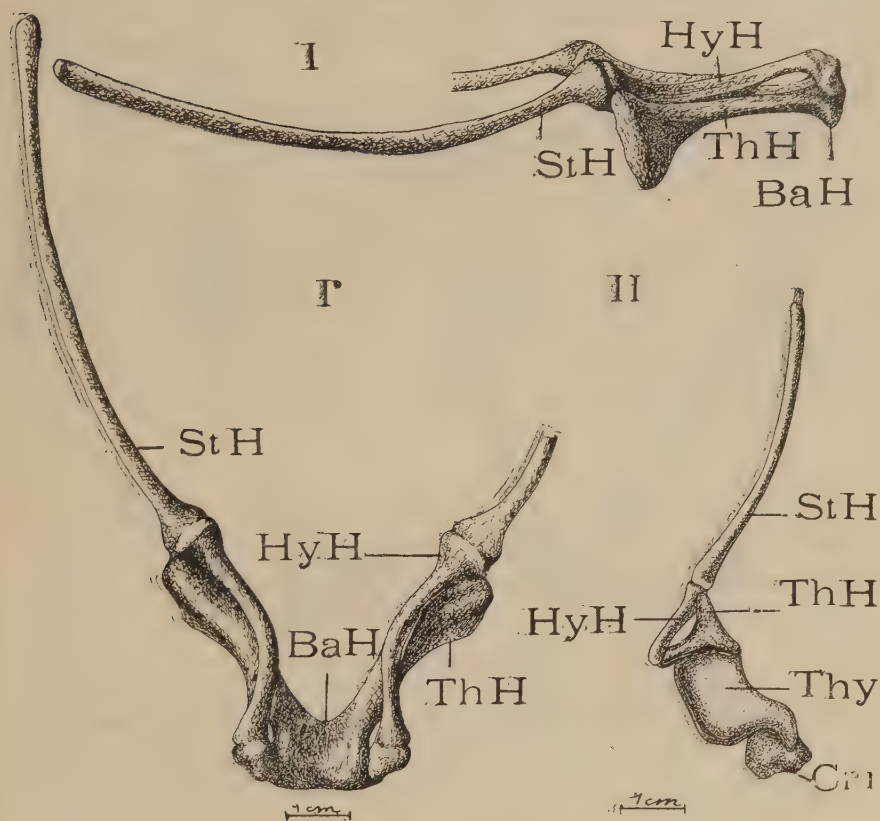


Fig. 124. — Appareil hyobranchial de MYRMECOPHAGA JUBATA (I et I') Schreb
Vue latérale et vue dorsale (d'après Pouchet) et de TAMANDUA TETRADACTYLA L. (II)
Vue latérale gauche (adulte). Union étroite entre Thh. et Hyh.

Les OVIDÉS et les BOVIDÉS adultes montrent une chaîne développée au maximum et typiquement : Sth osseux est muni à son extrémité dorsale d'une apophyse caudale en forme de « talon » sur laquelle s'insère un muscle stylo-occipital trapu pouvant tirer

caudalement l'arc hyal ; celui-ci est mobile grâce à la partie fibro-cartilagineuses (arthrohyal) juxtacraniennne du Sttyh (fig 95 et 106). Le Sth et le Ceh osseux, quoique hétérocontinus, sont assez solidaires tandis qu'il existe une union plus lâche entre Ceh et Hyh ; enfin Hyh et Bah sont articulés l'un avec l'autre comme chez la majorité des Mammifères.

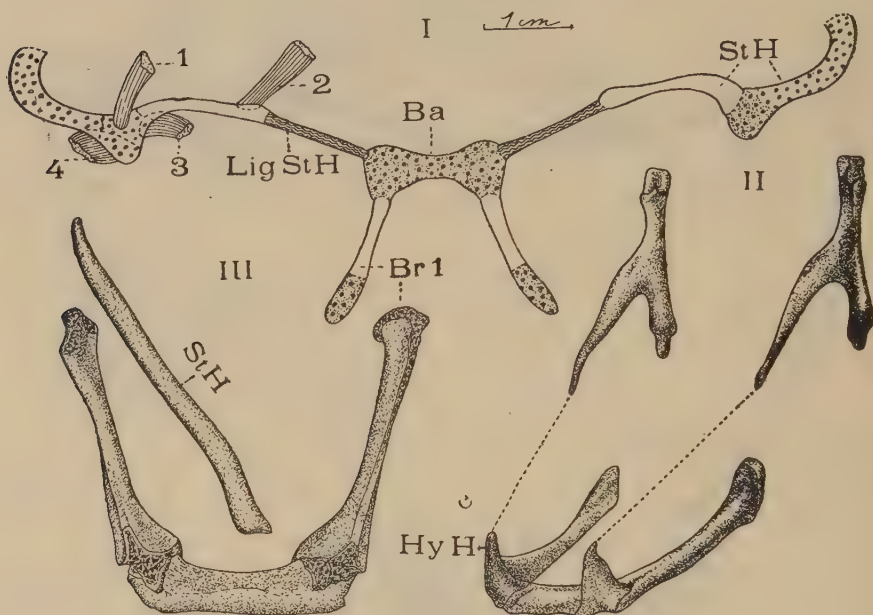


Fig.125. — Trois appareils hyobranchiaux

1. — Fœtus de *Loxodonta africanus* (Eales) : 1, 2, 3, 4, muscles St.H. — St. Ph. — St. Gl. — Oc. H. La chaîne hyoïdienne est réduite au Stylo-tympano-hyal. Cartillage en pointillé.
2. — *Eléphas indicus* adulte (Garrod). La chaîne hyoïdienne est réduite au Stylo-tympano-hyal et à l'Hyh.
3. — *Mastodontus americanus* Kerr — adulte (Holland). Le Stylo-tympano-hyal semble dépourvu de talon.

Chez beaucoup de CARNIVORES (*Canis familiaris* L, par exemple, ou bien *Felis catus* L) les mêmes pièces existent mais beaucoup moins robustes (fig. 101 et 118) ; Ceh est plus long, plus indépendant de Sth, ce qui donne, comparativement aux précédents animaux, plus de souplesse à la chaîne hyoïdienne ; Sth est plus court, moins ossifié et n'a pas de « talon ». Chez *Tricherus rosmarinus*,

les 3 pièces sont aussi courtes et massives les unes que les autres (fig. 120) et aussi chez *Rhinoceros* (fig. 121), etc.

Chez les EQUIDÉS nous retrouvons une image voisine de celle des OVIDÉS, mais Ceh est très réduit et tend à se fondre avec Sth (fig. 107 et 123).

Chez les SUIDÉS, Ceh tend aussi à se réduire mais nous voyons apparaître un court ligament compensateur entre Hyh et Ceh ; cette faible disjonction est ontogénétiquement secondaire (Kallius) (fig. 96 et 97).

2° Chaîne hyoïdienne complète en 2 pièces osseuses définitives articulées :

Chez *Equus zebra* (fig. 107), *Rhinoceros bicornis* (fig. 3, 120), chez *Myrmecophaga jubata* et *Tamandua tetradactyla* (fig. 124), chez la plupart des CÉTACÉS (Anthony et Coupin, fig. 114), etc., le Ceh n'est plus apparent ; la chaîne comprend une longue pièce dorsale unie avec le crâne comme précédemment et articulée avec Hyh. Ceh a-t-il disparu ou n'a-t-il jamais existé chez les ancêtres de ces animaux ? Nous avons conclu plus haut : il a disparu par fusion avec Sth.

3° Chaîne hyoïdienne complète avec une hétérocontinuité :

Le fœtus de *Delphinus delphis* (longueur maxima de la tête = 118 mm.) nous a montré que Ceh n'y existait pas indépendant en tant que pièce cartilagineuse ; mais il nous montre également une homocontinuité entre Hyh et Bah cartilagineux de telle sorte qu'en définitive il n'existera chez l'adulte qu'une articulation, qu'une division dans l'arc hyal, l'image sera voisine de celle d'un autre CÉTACÉ, *Balaenoptera* (fig. 113).

Chez *Delphinus*, *Balaenoptera*, *Mesoplodon*, *Phocoena*, etc., ce que certains auteurs appellent Sttyh (Sth sur la fig. de *Balaenoptera*) correspond, à notre avis, à Sttyh + Ceh ; de même la comparaison entre diverses espèces de Mammifères aquatiques (*Mesoplodon* et *Delphinus delphis* par exemple) nous démontre que Hyh peut perdre son indépendance avec Bah.

4° Chaîne hyoïdienne complète sans hétérocontinuité :

C'est le cas d'*Ornithorhynchus* déjà étudié pour l'ostéogénèse (fig. 105) ; 3 centres osseux sont apparus (Sth — Ceh — Hyh) et y

resteront sans doute indépendants, séparés les uns des autres par des ilots cartilagineux ; nous avons déjà dit que nous les considérons comme l'image des pièces cartilagineuses dont l'indépendance a disparu.

5° *Chaine hyoïdienne incomplète :*

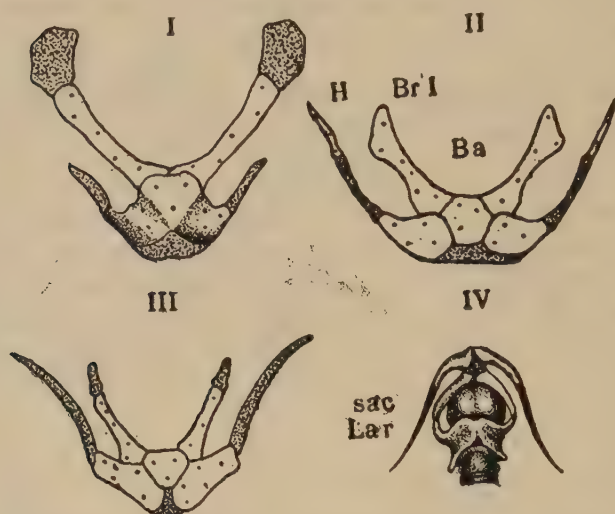


Fig. 126. — Appareils hyobranchiaux de Marsupiaux

- I. — *Thylacinus cynocéphalus*, carnassier (Flower).
- II. — *Macropus* sp., herbivore (Flower).
- III. — *Phascalomys latifrons*, frugivore (Flower).
- IV. — *Hypsiprymnus poto*, herbivore (Eckhard).

Les appareils I-III sont figurés à l'envers. En clair, l'os. — A noter la brièveté de Bah (cartilagineux en IV), d'où résulte le rapprochement extrême des arcs Br 1 et Prbr 2.

Sus scrofa dom. montrait déjà une très légère régression de Ceh et par compensation la formation d'un petit ligament entre Ceh et Hyh (fig. 97).

Chez *Homo* et la plupart des PRIMATES Ceh disparaît ; en même temps Hyh et Sth se réduisent ; un long ligament stylo-

hyoïdien les relie. Chez *Elephas indicus* et *E. africanus* la partie moyenne de la chaîne est également devenue ligamenteuse, mais,

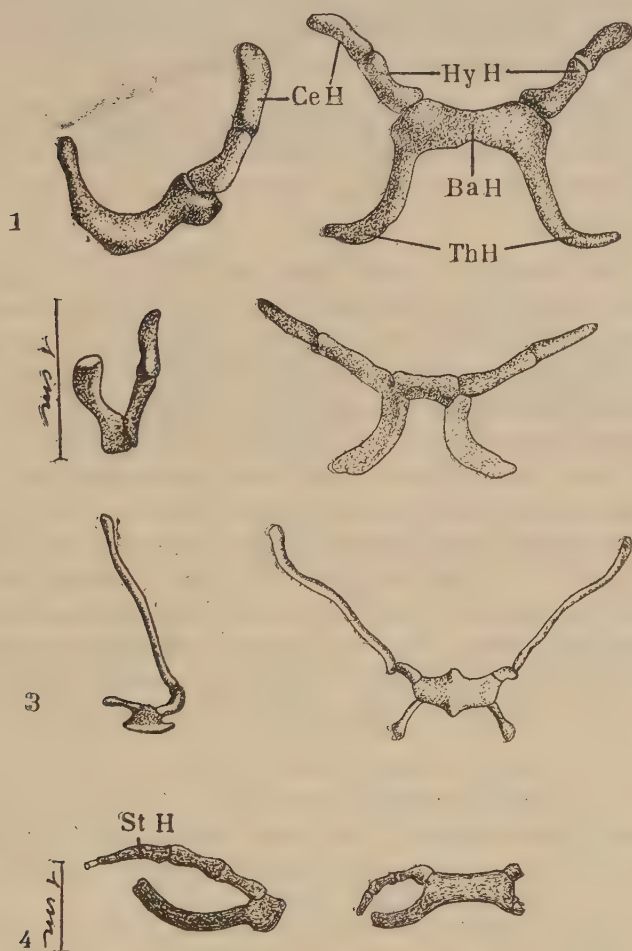


Fig. 127. — Quatre appareils hyobranchiaux de CHEIROPTÈRES (Profil et face) : 1, 2, 3, d'après Blainville ; 4, ad naturam

1. *Pteropus fuscus*.
2. *Pt. dussermieri*.
3. *Stenoderma perspicillatum*.
4. Mégacheiropère de Madagascar.

à l'inverse des PRIMATES, Sth est encore puissant et présente un « talon » comme les OVIDÉS (fig. 125).

Felis leo, pourtant bien proche de *Felis catus* par ses caractères buccaux, s'en éloigne par la régression très marquée de sa chaîne hyoïdienne ; Ceh semble avoir disparu car il est probable que le petit élément indépendant situé dans le ligament stylohyoïdien (fig. 102) n'est qu'une fragmentation du Sth primitif : le développement seul éclaircirait ce point.

Chez la majorité des RONGEURS, la chaîne hyoïdienne est également très réduite ; chez *Lepus cuniculus* par exemple Ceh n'existe pas ; Sth est très court et grêle ; Hyh semble être devenu homocontinu avec Bah.

Chez les MARSUPIAUX dont nous avons groupé 4 espèces (à régime très différent) dans la figure 126, la chaîne hyoïdienne diffère des cas précédents, car c'est surtout sa partie dorsale qui est réduite : *Macropus rufus* (fig. 123) ne montre que 2 pièces ostéo-cartilagineuses dont la plus dorsale est sans doute Sth ; la ventrale représenterait alors Hyh + Ceh devenus homocontinus ; le centre osseux de cette dernière peut être appelé Hyh ; un fait curieux chez cette espèce (et aussi chez les autres MARSUPIAUX représentés) est l'homocontinuité, vraisemblablement secondaire, plus ou moins complète entre Hyh droit et gauche ; le fort ligament décrit par Anthony et Coupin (1930) entre les Hyh de *Mesoplodon* est peut être un acheminement vers cette union cartilagineuse. En outre, chez les MARSUPIAUX, la chaîne hyoïdienne a une direction beaucoup plus arcuale (primitive) que chez *Ovis* par exemple.

Les CHEIROPTÈRES ont des chaînes diverses : les uns (*Pteropus*) n'ont gardé que leurs deux pièces ventrales ; d'autres (*Stenoderma*) ont une chaîne complète en 2 segments comme certains PÉRISSODACTYLES ; d'autres (*Megacheiropères*) ont les 3 pièces types comme certains CARNIVORES (fig. 102).

5° Rapports de l'arc hyal avec le crâne :

D'abord étudiées par Flower (1871), puis par Howes (1896), ils ont été bien précisés par Van Kampen (1905) qui les a synthétisés dans un schéma devenu classique (fig. 128) :

Le type A est le plus simple et le plus primitif (c'est le cas de notre fig. 100 par exemple) ; le Tyh s'est simplement soudé à la crista parotica de la capsule otique puis a été envahi par l'ossification du pétreux qui cependant laisse entre elle et celle du Sth un arthrohyal cartilagineux.

Chez *Homo* la disposition rappelle ce type A ; l'image fœtale est absolument celle de ce schème ; le nerf VII passe entre le Tyh et la capsule otique ; mais, *définitivement*, le foramen facial devient entièrement entouré de tissu *pétreux* (Augier, 1931) ; l'arthrohyal se réduit et même finit par disparaître.

Dans le type D (*Echidna*) le Tyh replié sur lui-même s'est fusionné avec la capsule otique, transformant en orifice tympano-hyo-pétreux l'incisure de passage du nerf VII.

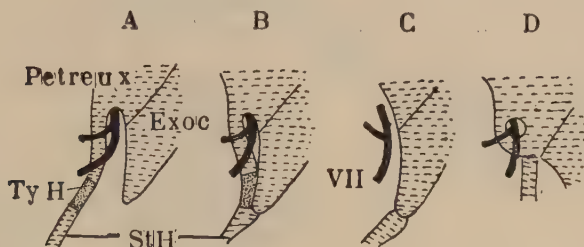


Fig. 128. — Représentation schématique d'après Van Kampen des connections de l'extrémité dorsale de l'arc H, avec le crâne et le nerf facial

En A : (la plupart des Carnivores) l'arc H est complet, il possède un Tyh cartilagineux libre, visible (intégrocornuate de Howes) ; l'arc hyal se fixe au crâne en avant de la sortie du Facial (prétrématique.) — En B : cas de *Cholepus*, discrétocornuate, prétrématique. — En C : (cas de *Lepus*), et en D : (d'*Echidna*), discrétocornuate opistotrématique.

Dans le type B, le Tyh s'appuie contre le processus paracondylien de l'exoccipital (*Chœlepus*).

Dans le type C, le Tyh a disparu par résorption et le Sth semble se détacher de l'extrémité du processus paracondylien (*Lepus cuniculus*).

Nous n'avons fait aucune recherche sur ces petits déplacements et fusions secondaires. Rappelons que nous avons vu des exemples analogues chez les *Amphibiens* dont l'arc hyal peut se connecter avec le Carré et chez les *Oiseaux* où l'arc Br 1 peut s'allonger au point de contourner la voûte du crâne et d'arriver jusque sur la mâchoire supérieure.

ARC BR 1. — Nous avons suffisamment parlé de sa grande longueur et de sa large fusion avec Br 2 chez les MONOTRÊMES (fig. 105 et 112) ou de sa fusion plus localisée chez *Canis familiaris* par exemple (fig. 100) ou de sa disjonction faible chez *Catus* par exemple (fig. 101) ou plus marquée (*Homo*) ou très marquée (*Sus scrofa dom.*, fig. 128 bis) d'avec le cartilage thyroïde, suivant que ce dernier a plus ou moins ou pas de corne supérieure.

Nous n'insisterons pas sur les variations de volume.

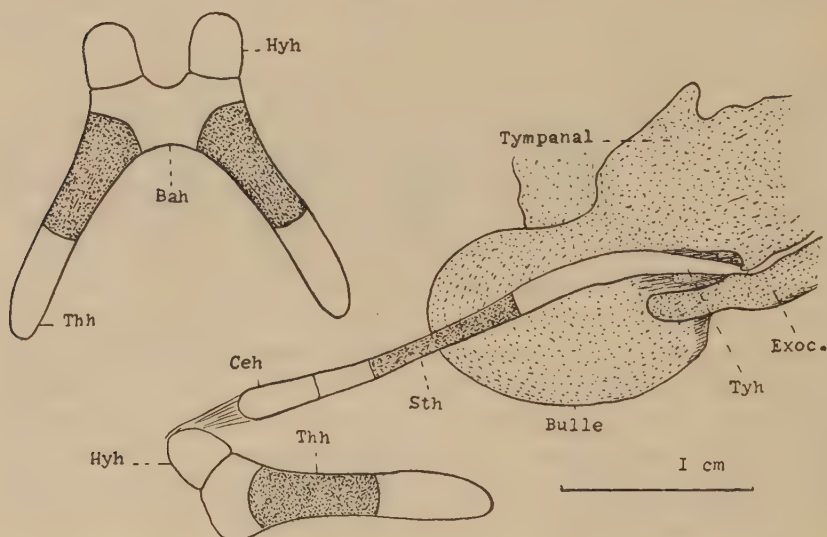


Fig 128 bis. — Vue latérale externe et vue ventrale de l'appareil hyobranchial chez *SUS SCROFA DOM.* (fœtus, long. tête 96 mm. (Méth. de Spalteholz)
Os : en grisé ; cartilage : en clair.

BASIHYAL. — a) Nous en décrivons 4 types :

1° Le corps hyoïdien est petit, arrondi comme une copule, d'aspect primitif (MARSUPIAUX par exemple, fig. 126).

2° Il est très allongé transversalement (*Talpa*, *Felis leo*, *Tricherus*, fig. 102 et 121) ; cette disposition est acquise secondairement durant l'ontogénèse comme le développement de *Sus scrofa dom.* le prouve (fig. 96 et 97). Cet allongement n'est pas propre aux Mammifères ; nous en avons vu des exemples dès les Poissons (RAJIDÉS, fig. 39 C).

3° Le corps est massif et d'aspect très irrégulier en raison des puissants muscles qui s'y insèrent comme chez *Lepus cuniculus*

et la plupart des RONGEURS ; cette disposition apparaît assez précocement dans la chondrogénèse (De Beer et Woodger, 1930).

4° Le corps devient très étendu, très éloigné de son aspect primitif, par suite du développement extrême, sur sa face postérieure, des sacs laryngés (SIMIENS, fig. 122).

Entre ces quatre dispositions choisies parmi les espèces que nous avons étudiées, il y a de nombreux intermédiaires.



Fig. 129. — Appareil hyobranchial et laryngé de Dugong (*Halicore*)
d'après Bischoff

La dernière (4°) est de beaucoup la plus intéressante car elle nous montre quelles considérables modifications le Bah, homologue chez tous les Mammifères, peut subir ; elle nous montre aussi la captation, par le larynx, d'une nouvelle partie de l'appareil hyobranchial ; Babr 1, Br 2, Br 3, sont devenus complètement laryngés chez tous les Mammifères ; Br 1 (MONOTRÊMES), Bah (SIMIENS) peuvent parfois le devenir partiellement.

b) D'autres faits dignes d'être rappelés sont les suivants :

1° Bah et Thh restent souvent hétérocontinus (*Dugong*, fig. 129 ; MARSUPIAUX, fig. 126 ; *Phoca vitulina*, fig. 121, etc., etc.).

2° Bah et Thh deviennent souvent homocontinus (OVIDÉS, BOVIDÉS, CÉTACÉS, etc., etc.).

3° Rarement on note une homocontinuité entre Hyh et Bah (*Delphinus delphis*, hypothétiquement, fig. 104) ; *Lepus cuniculus* (De Beer et Woodger).

4° A propos du développement nous avons signalé l'existence fréquente d'un processus lingual (entoglosse, glossohyal) ; il est au maximum de longueur chez les EQUIDÉS (fig. 107), de largeur chez *Rhinoceros* (fig. 120), encore proéminent chez OVIDÉS et BOVIDÉS (fig. 95 et 98), totalement absent chez la plupart des CARNIVORES (fig. 102), *Homo*, etc.

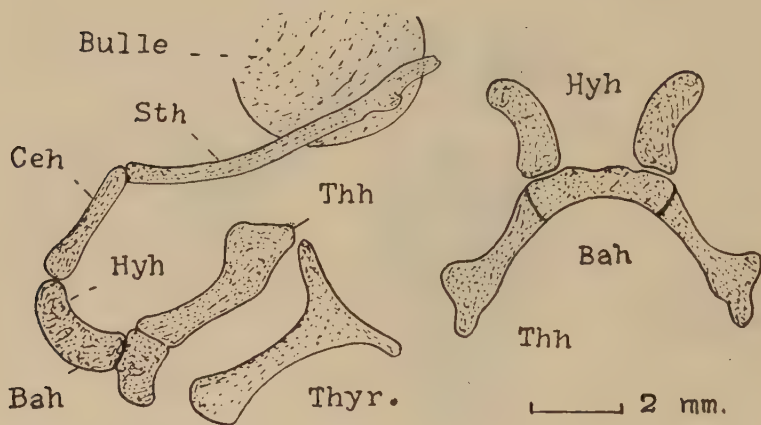


Fig. 129 bis. — Vue latérale et vue ventrale de l'appareil hyobranchial chez *TALPA EUROPAEA* adulte. (Méthode de Spalteholz)

Seules les pièces osseuses sont représentées.

*
**

E. — MODALITES INDIVIDUELLES DE L'APPAREIL HYOBRANCHIAL. — *Homo* mis à part, il n'y a pas de documents sur ce sujet. Aussi avons-nous fait des recherches sur plus de 200 embryons d'*Ovis aries* mais sans grand succès : nous n'y avons rencontré qu'une seule anomalie (fig. 130 et 131). L'*Homme* présente au contraire assez fréquemment des variations de sa chaîne hyoïdienne, ce qui tient sans doute à son état normal de régression tandis que chez *Ovis* l'appareil a son maximum de développement et est très fonctionnel.

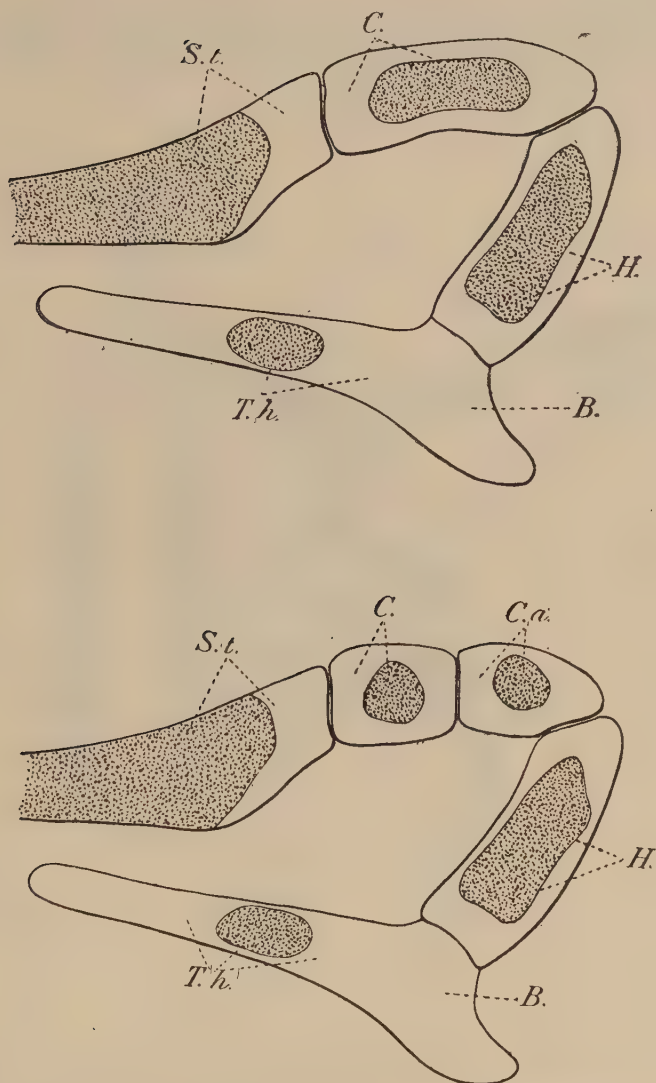


Fig. 130-131. — Appareil hyobranchial de deux fœtus de mouton de même âge
(Méthode de Spalteholz) Vue latérale droite.

Os en grisé.

En haut : type normal ; en bas, cérato-hyal dédoublé.

Les anomalies humaines ont donné lieu à beaucoup de monographies (Bruni, 1908, en particulier) dont nous avons rappelé quelques-unes dans notre index bibliographique et aussi à des revues

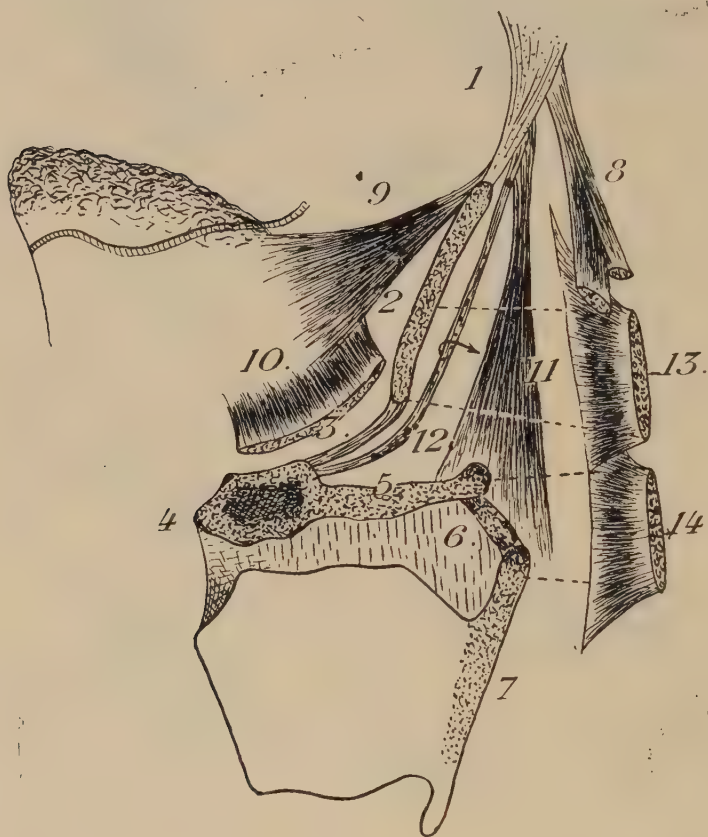


Fig. 132. — Chaîne hyoïdienne type inversé, chez un homme adulte
vue latérale gauche

Présence d'un cératohyal osseux (2), l'apophyse styloïde (1) en partie, et l'hypophyal (3) en totalité sont remplacés par du tissu conjonctif. En 12, un petit muscle stylohyoïdien profond.

d'ensemble (récemment celles de Dwight, Olivier, Hamburger et la mise au point critique d'Augier, 1931) auxquelles nous renvoyons pour bien des détails ; les seuls faits que nous retiendrons, en rapport avec notre thèse, sont les suivants :

d) Très fréquemment chez l'Homme, le *Ceh* peut réapparaître (fig. 94, 132 et 133) ; le *Sth*, et plus rarement le *Hyh*, peuvent s'allonger ; le ligament stylohyoïdien se trouve de ce fait subdivisé

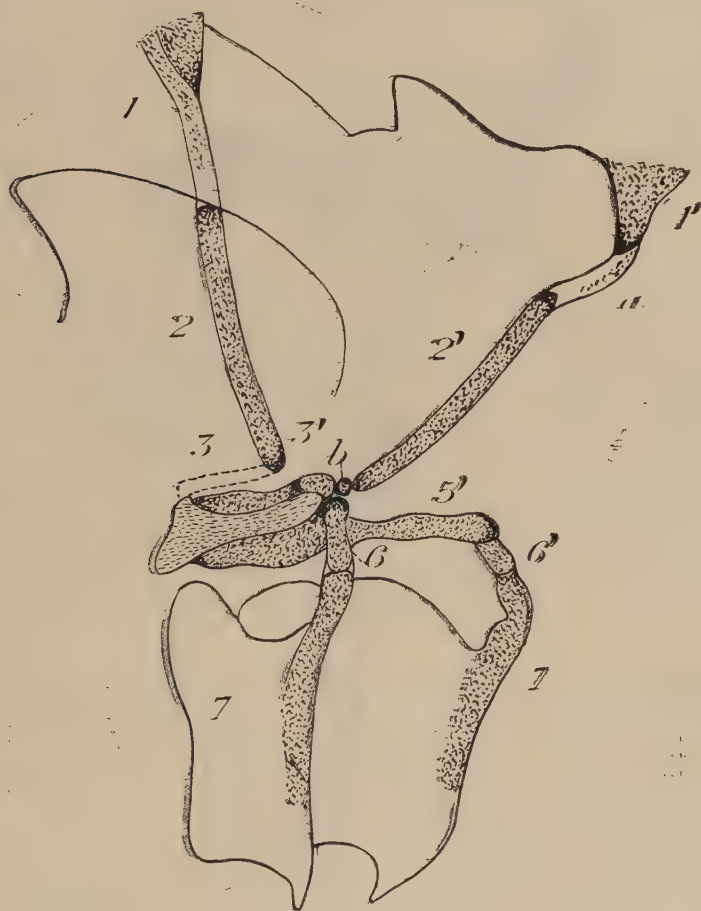


Fig. 133. — Radiographie de profil du même appareil.

1-7 : pièces du côté gauche ; 1'-6' : celles du côté droit. — En b, petit module hypophyal dans le ligament du côté droit.

ou raccourci ; la chaîne hyoïdienne reste cependant encore incomplète (cf. figure classique de Sappey in Augier).

b) Très rarement la chaîne devient complète soit par allon-

gement des pièces précédentes, soit par apparition d'une quatrième pièce, l'*accessoire*, entre Ceh et Hyh. Chez des sujets plus âgés ces pièces osseuses peuvent secondairement se fusionner (fig. 94).

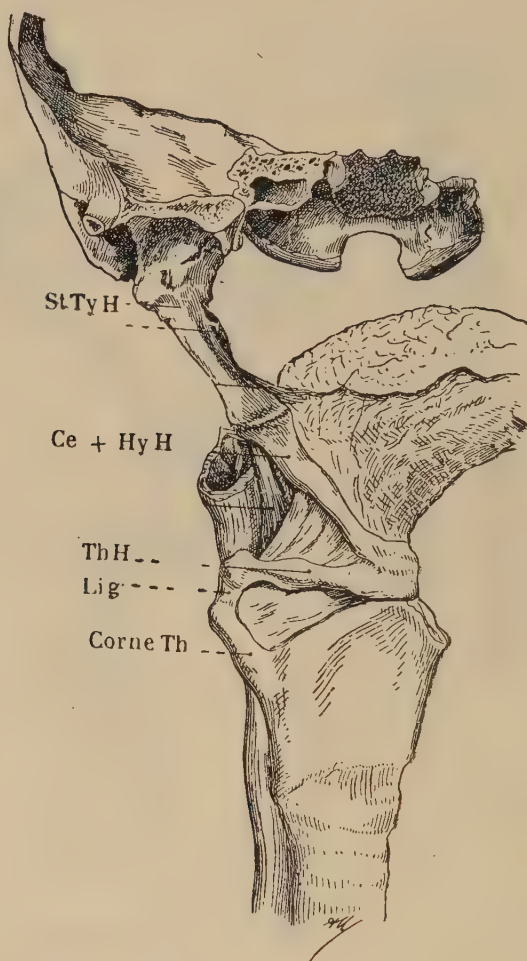


Fig. 134. — Chaîne hyoïdienne complètement ossifiée chez l'homme (Olivier)

••

Les observations de Bruni sont parmi les plus intéressantes parce qu'elles portent chez le fœtus :

Chez le fœtus humain de 3 mois, Bruni distingue deux types : A, *disposition normale* (Sttyh, Hyh), 14 cas sur 16 ; B, *arc hyal homocontinû*, 2 cas.

Chez le fœtus de 4 mois : type A, 5 cas sur 10 ; type B, 1 cas ; type C, *arc en 3 segments*, 5 cas.

Nous avons vu que chez l'adulte les types A, C, D ont été nettement observés ; la figure 134 pourrait être interprétée comme type B mais il est facile d'y déceler les traces de plusieurs pièces primitives secondairement fusionnées ; à notre avis, le type B demanderait encore confirmation chez le fœtus.

Bruni a interprété les cas fœtaux précédents de la façon suivante : la disposition initiale normale est l'homocontinuité ; secondairement une segmentation normale isole Hyh de telle sorte que l'arc hyal devient bisegmenté ; ces segments s'écartent ; un ligament se forme entre eux. Anormalement le segment supérieur et plus rarement l'inférieur (Hyh) peuvent se subdiviser encore formant en totalité 3 ou 4 pièces ; cette segmentation anormale n'a selon Bruni, aucune valeur phylogénétique ; elle résulte de facteurs mécaniques, traumatiques. En conclusion, Hyh seul pourrait à la rigueur, selon Bruni, être considéré comme homologue de Hyh des autres Vertébrés ; c'est aussi l'idée de Gegenbaur (citée par Bruni).

La théorie que nous avons soutenue ne s'accorde pas du tout avec la précédente. D'abord nous avons dit que l'arc hyal cartilagineux n'était pas initialement homocontinû ; il ne l'est pas chez les Poissons (Van Wijhe, De Beer), chez *Sus* (Kallius), chez *Lepus* (De Beer et Woodger) ; il ne doit pas l'être chez l'*Homme*. L'homocontinuité initiale chez *Homo* est une anomalie. En admettant que les consciencieuses observations de Bruni, faites avec la méthode de Van Wijhe, soient justes, nous concluerons que cette anormale homocontinuité est phylogénétiquement secondaire.

Lorsque la chaîne hyoïdienne est complète mais formée seulement de 2 pièces : Hyh très petit et une longue pièce dorsale, nous dirons que cette dernière représente virtuellement Sttyh + Ceh.

Ceh manifeste son indépendance lorsque cette chaîne complète ou incomplète est en 3 pièces.

Mais lorsqu'il existe une quatrième pièce (sans compter Tyh) ou *accessoire* nous sommes, avec Augier, très embarrassés. A son sujet nous avons apporté un document nouveau intéressant :

Nous avons d'abord pensé que cet accessoire pouvait n'être qu'une simple fragmentation de Hyh ou de Ceh ; lorsqu'un organe régresse, il a tendance à se fragmenter ; c'est ainsi qu'on explique certaines atrophies atypiques osseuses (Augier) ; il est probable que dans bien des cas ce que nous appellerons Ceh chez *Homo*, pourrait bien n'être qu'une fragmentation de l'extrémité de Sth régressé. Cependant cette explication est insuffisante :

Chez *Ovis aries* L, nous n'avons rencontré qu'une seule anomalie ; nous avons vu bilatéralement chez un fœtus assez âgé le Ceh dédoublé (2 centres cartilagineux, 2 centres osseux) (fig. 131).

Or, chez *Ovis*, la chaîne hyoïdienne est toujours complète et très fonctionnelle ; chaque pièce est bien développée et joue son rôle. (Fig. 98, 130, 135.)

Par comparaison nous pensons que l'accessoire humain est non pas un Hyh mais un *Ceh accessoire* ; nous pensons aussi que cette pièce doit avoir le même mécanisme formateur chez les deux espèces. Mais il est impossible de lui trouver une homologue.

Résumé -- Conclusions

Nous avons suivi à travers la multitude des espèces animales, savamment groupées par le long labeur des zoologistes, un appareil ou plutôt ce qui deviendra dans certaines classes, l'appareil hyobranchial.

Nous avons même, guidé par les audacieuses mais probes recherches de Sewertzoff, cherché l'origine de cet appareil chez d'hypothétiques Prévertébrés ; ce n'était pas entrer dans le domaine de la fantaisie mais utiliser les données de l'ontogénèse des animaux actuels les plus primitifs et aussi la morphologie des espèces éteintes. L'*Acrania primitiva* (fig. 1), le *Protocraniote* (fig. 4), le *Protognathostome* (fig. 9) ne sont qu'un essai de matérialisation d'hypothèses bâties sur l'embryologie de l'*Amphioxus*, des CYCLOSTOMES, des SÉLACIENS.

Nous avons remué une masse considérable, sinon complète, de documents impersonnels et personnels, donnés par un grand nombre de figure, une idée, certes très au-dessous de la réalité, de la richesse des formes que l'on rencontre. Au milieu de cette diversité morphologique, qui brise parfois l'effort de synthèse, nous nous sommes cependant efforcés de faire la part de ce qui est principal et celle de ce qui est secondaire.

Est principal un plan de construction auquel sont soumis, d'une façon plus ou moins étroite, tous les Vertébrés.

Sont secondaires toutes les modifications à ce plan, modifications par adaptation à des conditions de vie nouvelles, c'est-à-dire par adaptation au milieu à moins que, suivant les idées plus modernes mais moins simples, ces modifications ne soient apparues brusquement, sans cause compréhensible et que l'individu ne s'y soit lui-même adapté en recherchant le milieu qui leur correspondaient le mieux. Adaptations progressives ou mutations ne sont cependant que des modifications secondaires à un plan de constitution initial dont les caractères fondamentaux ne cessent de régner à travers tous les Vertébrés.

*
* *

Tous les Vertébrés dérivent d'ancêtres aquatiques qui, pour respirer et ingurgiter leur nourriture, ont subi une transformation des parois latérales de leur intestin antérieur ; des formations épithéliales (branchies) sont apparues, métamériquement disposées (arcs et fentes branchiaux) chez des animaux pisciformes, peu actifs, confinés sur les fonds marins, se servant de ces fentes branchiales pour la circulation de l'eau, vectrice non seulement d'oxygène mais de particules alimentaires. *Dès son apparition, l'appareil branchial a joué un rôle mixte, mais il était alors uniformément mixte* (fig. 1, 4 et 9).

Secondairement au perfectionnement d'autres appareils, l'animal est devenu plus actif ; le perfectionnement organique n'a été que la résultante d'un perfectionnement cellulaire ; en particulier sont nés des organes de soutien d'abord précartilagineux (au sens large du mot), puis cartilagineux, plus tard osseux ; dans les arcs branchiaux mésenchymateux se forment des arcs squelettiques de plus en plus résistants.

(Il semble que les processus d'ossification soient plus anciens (Kiaer, Stensio) qu'on ne le pensait ; mais les animaux primitifs sur lesquels on les observe, les *Ostracodermes*, représentent dans la phylogénèse une branche très divergente (ENTOBRANCHIATES). Nous avons fait aussi allusion aux travaux de Jaekel qui voit sur des « CHONDRICHTHYES » fossiles (*Acanthodes*, *Pleuracanthodes*) des pièces osseuses ou tout au moins fortement calcifiées.)

Suivant la conception de Sewertzoff, *tous les arcs branchiaux eurent d'abord la même fonction et par suite la même architecture* (fig. 1, 4 et 9). Ils sont uniformément disposés en arrière d'un orifice buccal primitif, purement passif et qui n'a aucune relation avec le squelette viscéral mais qui possède son squelette propre (anneau péribuccal des AGNATHES, fig. 4).

Ces arcs furent d'abord très nombreux (180 paires chez l'*Amphioxus*) et occupèrent non seulement l'extrémité céphalique mais une grande partie du tronc (fig. 1). Puis, contrairement à ce que disent beaucoup d'embryologistes (Brachet, 1921), *ils régressèrent numériquement d'arrière en avant*, non par suite de l'affaiblisse-

ment des fonctions qu'ils assuraient mais par suite de leur propre perfectionnement, par suite de la spécialisation et de la localisation de plus en plus marquée de toutes les fonctions organiques, par suite enfin de nécessités architecturales (celles, par exemple, qu'entraîne la naissance des nageoires pectorales). Cette diminution numérique caudo-craniale, dans l'évolution des AGNATHES, ne doit pas être confondue avec celle que nous observerons beaucoup plus tard par régression des fonctions branchiales. Mais elle se poursuit encore chez les Poissons actuels ; nous le voyons, par exemple, quand nous comparons les NOTIDANIDES (7 arcs Br), aux PENTANCHES (5) et aux TÉLÉOSTOMES (5 et 4).

Le perfectionnement des arcs branchiaux se manifeste par une triple transformation : épithéliale (branchies à surface de plus en plus plissée, lamelles branchiales), musculaire et squelettique.

Chez le *Protocraniote* (fig. 4) comme chez l'*Amphioxus* et le *Cyclostome* les arcs sont simples ; chez ces derniers ils sont, en outre, reliés par des commissures longitudinales donnant au tout l'aspect d'une cage ou d'un trémis élastique mais inarticulé (fig. 6). Chez le *Protognathostome* et ses successeurs immédiats, *chaque arc se subdivise en quatre pièces* (Pharyngobranchial ou Phbr, Epibranchial (Epbr), Cératobranchial (Cebr), Hypobranchial ou Hybr) sans compter la copule ou Babr (fig. 9).

Tout le monde est d'accord pour admettre que la subdivision arcuale a été liée à une subdivision des muscles arcuaux primaires mais ne s'entend pas sur le mode de segmentation des arcs ; les uns (Gegenbaur) pensent qu'elle a été progressive et que les pièces extrêmes (Hybr, Phbr) (les moins fonctionnelles, les plus variables) sont nées tardivement.

D'autres (Sewertzoff) ont au contraire admis que *les quatre pièces sont apparues d'emblée* ; c'est l'idée que nous avons acceptée parce que des arcs aussi modifiés que les arcs mandibulaires montrent parfois des traces de leurs pièces extrêmes (Schauinsland, Luther, Jaekel, Sewertzoff) (fig. 13, 25 et 27).

D'autres désaccords existent aussi sur la genèse des copules : les uns (Dohrn, Vialleton) en nient l'origine arcuale, invoquant leur apparition tardive, impaire, interbranchiomérique, souvent irrégulière chez des embryons d'espèces assez évoluées ; tandis que d'autres (Jaekel) démontrent cette origine chez certains SÉLACIENS fossiles tels que *Pleuracanthus*.

Notre conclusion sur l'origine des segments arcuaux est la suivante : les arcs d'abord insegmentés se sont divisés en 4 pièces (susdites) dont l'ensemble s'étendait bilatéralement de la ligne médio-ventrale au squelette axial dorsal (cas de l'arc hyal de *Acanthodes*, fig. 13) ; ensuite les pièces les plus ventrales (Hybr) de chaque paire arcuale se sont fusionnées sur la ligne médiane ; enfin, se sont à nouveau scindées paramédianement, laissant entre elles une pièce impaire, la copule (fig. 36). *La copule est donc primairement bi-branchiomérique* ; elle va se déplacer caudalement de façon à devenir *secondairement interbranchiomérique dans le sens sagittal*, assurant ainsi une coaptation des arcs dans tous les sens (fig. 14). *Elle portera alors le nom de la paire d'arcs qui la précède*. Mais ultérieurement, elle subira de multiples adaptations (fusion avec les copules voisines, fusion nouvelle avec Hybr, etc, fig. 37 et 38).

Quant aux commissures longitudinales qui existent entre les arcs indivis de certains PRÉVERTÉBRÉS (Entobranchiates) (fig. 6), il faut admettre qu'elles ne se sont pas formées chez les ancêtres des ECTOBRANCHIATES (fig. 4 et 9).

Nous avons parlé plus haut de la réduction numérique caudo-craniale des arcs branchiaux ; très tôt au cours de l'évolution s'est aussi produite une *réduction numérique cranio-caudale* ; quelques premiers arcs (deux sans doute) disparaissent ; tous les auteurs ne l'admettent pas (Goodrich) ; ceux qui en sont partisans (Sewertzoff, nous-mêmes), se basent sur l'interprétation des cartilages labiaux des Poissons. Ceux-ci sont des reliquats (variables et inconstants comme tous les organes rudimentaires) d'*arcs labiaux*, car ils montrent parfois les quatre pièces typiques de tous les arcs (fig. 13). La réduction cranio-caudale est effectuée dès les PRÉSÉLACIENS et ne s'accentuera plus ; autrement dit, *chez tous les Vertébrés actuels l'arc mandibulaire sera homologue*. Nous verrons plus loin le pourquoi de cette réduction.

Un autre problème a été soulevé : celui de la possibilité d'une disparition ou d'une réapparition d'un arc *au milieu* de l'appareil branchial. C'est surtout à propos de certains RAJIDÉS et d'un DIPNEUSTE, que la question s'est posée ; Van Wijhe et Döhrn ont admis cette possibilité. Nous nous sommes efforcés de la repousser nous appuyant sur des travaux autorisés comme ceux de Wintrebert, Brachet, Edgeworth, Goodrich, etc., mais en fait, plutôt qu'en

principe, car chez certains Poissons on assiste, à des stades tardifs il est vrai, à la disparition de parties d'arcs (la dorsale de l'arc hyal chez certains DIPNEUSTES) ou de fentes (Prbr 1 chez un grand nombre de POISSONS, Br 1 chez *Lepidosiren*).

*
**

Nous avons divisé les PRÉVERTÉBRÉS en AGNATHES et GNATHOSTOMES, marquant ainsi l'importance (Cope) de l'apparition des mâchoires dans la morphologie générale du squelette céphalique viscéral.

L'arc mandibulaire a été branchial ; c'est un fait discuté mais pour qui plaident de belles découvertes paléontologiques, en particulier l'existence de rayons branchiostèges chez *Pleuracanthus*, l'interprétation des cartilages labiaux, etc.

Les mâchoires représentent les deux pièces (Cebr et Epbr) d'un arc branchial primitif car, suivant Sewertzoff, peuvent anormalement réapparaître à l'état rudimentaire ses pièces extrêmes (Hynd, Phmd) et même sa copule (Bamd).

La formation des mâchoires est là la première et la plus marquée des adaptations d'un arc à de nouvelles fonctions (préhension). Sewertzoff pense que dans l'évolution, qu'il considère comme progressive, les arcs prémandibulaires disparus (labiaux) se sont essayés aux fonctions de préhension (fig. 10) mais qu'ils n'y ont pas réussi parce qu'ils n'étaient pas susceptibles de prendre un point d'appui neurocranien aussi favorablement (pour les conditions mécaniques) que l'arc suivant, c'est-à-dire le futur arc mandibulaire. *C'est donc l'adaptation de cet arc aux fonctions de préhension qui a entraîné l'atrophie puis la disparition des arcs plus craniaux (labiaux).*

(La « gnathisation » de cet arc n'est pas un fait isolé ; chez les TÉLÉOSTOMES on voit se former des plaques dentaires supérieure (fig. 34) et inférieure à l'entrée de l'œsophage, sur les moitiés ventrale et dorsale des derniers arcs ; ce sont de véritables mâchoires accessoires mais qui restent frustes car, de par leur situation, elles ne peuvent que « mâcher » et non « happer » comme les mandibules.)

*
* *

Si l'on admet que l'appareil branchial subit au cours de l'évolution une double réduction cranio-caudale et caudo-craniale, la dénomination des arcs, par des numéros, d'avant en arrière, comme le font la majorité des auteurs, devient une source de confusion ; aussi avons-nous adopté la *nomenclature* de Sewertzoff basée sur la fixité de l'arc (Br 1) innervé par le nerf IX :

Prbr 4, Prbr 3, Prbr 2, Prbr 1, Br 1, Br 2, Br 3, Br 4, Br 5, etc.

Br signifie : respiratoire-branchial ; Prbr : prébranchial, quelle que soit d'ailleurs la fonction. Chaque fente porte le nom de l'arc qui la précède. Chaque arc a son nerf qui lui sert de déterminant principal chez tous les Vertébrés ; parallèlement aux arcs on peut énoncer :

$V_3, V_2, V_1, VII, IX, X_1, X_2, X_3, X_4, X_5, \text{etc.}$

*
* *

L'apparition des mâchoires est grosse de conséquences ; à partir de ce moment l'appareil viscéral peut être subdivisé en appareil mandibulaire et *appareil hyobranchial*.

Cette dernière expression implique une adaptation particulière de l'arc hyal dans différentes directions et surtout son association avec les arcs plus postérieurs sinon l'expression « branchiale » serait suffisante. L'arc hyal se comporte d'ailleurs de façon variée :

Lorsque l'appareil branchial est à l'apogée de son développement, c'est-à-dire chez les POISSONS, l'arc hyal reste toujours lié ventralement aux arcs Br par l'intermédiaire de l'ensemble copulaire ; placé en tête de ces arcs, plus massif qu'eux, il va jouer le rôle d'*entraîneur de l'appareil copulaire*, lequel fait saillie sur le plancher buccal, est le plus souvent hérissé de dents et représente une sorte de langue muco-squelettique. Ce rôle de l'arc hyal, nous le retrouverons chez tous les Vertébrés.

Mais chez les POISSONS il est dévolu à la moitié ventrale de l'arc car sa moitié dorsale peut subir trois destinées : 1° Lorsque les

mâchoires prennent un point d'appui insuffisant sur le neurocrâne, elles complètent leur suspension en s'appuyant sur la moitié dorsale de l'arc hyal (amphistylie). 2° Dans l'hyostylie la suspension des mâchoires est exclusivement hyale (fig. 12). 3° Dans l'autostylie les mâchoires supérieures se soudent au neurocrâne et l'arc hyal reprend sa liberté (HOLOCÉPHALES, DIPNEUSTES, TÉTRAPODES) (fig. 27 et 43). Ce n'est que dans ce dernier cas qu'on peut parler d'un *appareil mandibulaire* et d'un *appareil hyobranchial* ; dans les deux autres, il n'y a qu'un appareil branchial, englobant tous les arcs viscéraux, ou mieux, pour marquer tout de même la différence avec le *Protognathostome*, qu'un *appareil hyomandibulo-hyobranchial*.

Chez les CHONDRICHTHYES, l'arc hyal ne joue que les deux rôles susdits ; chez les OSTEICHTHYES s'ajoute un troisième rôle ; perdant complètement ses fonctions épithélio-branchiales, il développe un large prolongement caudal, l'opercule, qui va recouvrir tous les arcs Br et les enfermer dans une chambre branchiale. L'opercule n'est pas que protecteur mais par ses mouvements transversaux va faire circuler l'eau de la bouche vers l'extérieur, à travers les branchies. L'arc hyal va donc être le *moteur respiratoire*.

Cette fonction n'apparaît pas brusquement chez les OSTEICHTHYES ; elle n'est que la conséquence de l'exagération d'une disposition propre à tous les arcs des CHONDRICHTHYES, disposition qui déjà s'exagère sur l'arc hyal des HOLOCÉPHALES (fig. 27) et qu'a certainement possédé l'arc mandibulaire de *Pleuracanthus* (Jaekel).

Les rôles divers de la moitié dorsale de l'arc hyal chez les POISSONS expliquent les différences architecturales de celle-ci.

*
* *

Nous avons divisé les Gnathostomes en quatre groupes : G. à branchies (CHONDRICHTHYES, TÉLÉOSTOMES), G. Amphibies (DIPNEUSTES), G. Amphibiens, G. Pulmonés Aériens (REPTILES, OISEAUX, MAMMIFÈRES). On pourrait plus brièvement les réduire à trois groupes : les branchiaux, les branchio-pulmonés (DIPNEUSTES, AMPHIBIENS), les Pulmonés.

*
* *

L'appareil branchial est né chez des aquatiques et y acquiert son maximum de perfectionnement. *L'apparition des poumons va marquer le début de sa régression* (DIPNEUSTES, AMPHIBIENS) (quoiqu'il soit bon de noter qu'il existe des AMPHIBIENS adultes abranchiaux et apulmonés).

Une autre transformation concomittante très importante est l'incorporation des mâchoires supérieures au neurocrâne et la subordination exclusive de la mandibule à celles-ci (autostylie). *L'appareil mandibulaire se trouve alors totalement disjoint du reste de l'appareil viscéral, c'est-à-dire de l'appareil hyobranchial.*

La régression des arcs postmandibulaires suivant les classes ou même suivant les espèces offre des degrés très variables. Il faut la considérer en général puis en particulier pour en comprendre la signification.

A priori les arcs devraient disparaître avec les branchies, avec la vie aérienne ; s'ils persistent en partie c'est parce qu'ils *s'adaptent à de nouvelles fonctions* : ils serviront de support aux muscles pharyngiens qui joueront un rôle parfois dans la mécanique respiratoire, toujours dans la déglutition des aliments ; ils deviendront le principal point d'appui pour la langue et les muscles linguaux ; ils donneront appui également aux larynx, à ses muscles et ligaments.

Mais tous les animaux n'auront pas le même régime, la même mécanique respiratoire, buccale, pharyngienne et *leurs arcs régresseront, persisteront ou s'adapteront différemment*. Nous schématisons les processus régressifs : a) régression caudo-craniale ; b) régression dorso-ventrale ; c) les deux pouvant agir asynchroniquement.

a) *La régression des arcs postmandibulaires par affaiblissement ou perte des fonctions branchiales est surtout caudo-craniale* ; ainsi Br 5 existe encore chez les DIPNEUSTES mais très atrophié (fig. 43) ; il disparaît chez les AMPHIBIENS larvaires ainsi que parfois Br 4 (fig. 50) ; chez les REPTILES Br 3 disparaît à son tour (fig. 76 et 81) et même Br 2 et Br 1 (OPHIDIENS, fig. 74 et 75) ; Br 2 ne se manifeste plus chez les OISEAUX (fig. 86 et 87) ni chez les MAMMIFÈ-

RES (fig. 98). *Ce n'est donc pas chez un MAMMIFÈRE que nous observons la régression numérique arcuale caudo-craniale maxima, c'est chez les OPHIDIENS.*

Ces arcs caudaux ont-ils *totalement* disparu ? Il est permis, avec Gegenbaur, de penser que leur blastème formateur est utilisé au moins en partie pour la constitution du *squelette laryngé* ; les preuves en sont fournies plus par l'anatomie comparée que par l'embryologie (à cause de l'apparition tardive des cartilages laryngés, Soulié et Bardier). Chez les AMPHIBIENS, il y a des rapports intimes entre cricoïde et appareil hyobranchial, mais ils sont secondaires ; de même, chez les REPTILES, l'ascension tardive de l'aditus laryngé jusque sur la face dorsale du corps copulaire n'est pas ontogéniquement primaire (fig. 65) ; dans ces deux classes, le fait le plus frappant est la naissance de l'ébauche laryngo-trachéale immédiatement en arrière des copules (fig. 76) ; il est à présumer que le blastème de l'arc Br 5 (lequel ne se manifestera plus en tant qu'arc, Wilder) est employé à la construction des éléments cricoïde et aryténoïde. (Parallèlement, on a soutenu l'origine épithélio-branchiale de la primitive ébauche pulmonaire, Weber et Buvignier.) Chez les MAMMIFÈRES, le larynx se complique du cartilage thyroïde et là *on assiste* à la formation de ce dernier par les arcs Br 2 et Br 3 (MONOTRÊMES, Dubois, Gegenbaur, Göppert) (fig. 105-117).

b) La régression des arcs postmandibulaires est aussi dorso-ventrale ; c'est la région ventrale qui seule persiste en raison du rôle important qu'elle joue dans le soutien du plancher bucco-pharyngien, lingual (Zungenbein).

Un seul arc garde ses rapports dorsaux, ou un vestige dorsal, quand il disparaît par ailleurs (CROCODILIENS, OISEAUX), c'est l'arc hyal.

Chez les Gnathostomes pulmonés, il forme tout ou partie de la *columelle* ou de l'étrier, reste en union avec cette pièce (*Sphenodon*) ou s'en disjoint par atrophie (autre REPTILES, AMPHIBIENS, OISEAUX) ou s'en disjoint et va se fixer au Carré (certains ANOURES) ou à la région voisine otique du neurocrâne (certains REPTILES, MAMMIFÈRES). Dans ces derniers cas, l'arc hyal joue à nouveau son rôle de suspenseur de l'appareil hyobranchial quoique cette disposition ait aussi pour raison d'être une meilleure fixation des muscles hyoïdiens.

c) En général, dans un appareil hyobranchial, les arcs les plus caudaux sont les plus régressés (POISSONS, TÉTRAPODES). Mais chez les Gnathostomes pulmonés, il y a des exceptions par suite de la diversité de rôle des arcs, de leur diversité d'adaptation : *la régression caudo-craniale et la régression dorso-ventrale des arcs post-mandibulaires peuvent ne pas agir synchroniquement* ; ainsi, chez les CHÉLONIENS, les CROCODILIENS, les OISEAUX, l'arc hyal disparaît alors que Br 1 et 2 ou Br 1 persistent (fig. 90) ; il en est de même chez les AGLOSSES métamorphosés (fig. 53).

*
* *

La disparition de la respiration branchiale n'entraîne pas que des processus régressifs dans le squelette régional ; celui-ci n'est pas fait que de « restes ». A de nouvelles fonctions, il faut une nouvelle architecture. Si les matériaux demeurent les mêmes, leur disposition change ; mais les changements ne sont jamais si profonds qu'on ne puisse à travers eux retrouver les grandes lignes du plan initial de construction des Vertébrés. *Il y a des néoformations*. Ce sont les AMPHIBIENS qui nous en offrent les plus beaux exemples parce que ces animaux ont une vie embryonnaire *active* c'est-à-dire deux vies :

Quatre arcs Br, plus ou moins incomplets, persistent durant leur vie larvaire et fonctionnent comme arcs « branchiaux » ; puis, chez les espèces qui deviennent exclusivement terrestres, Br 4 et Br 3 disparaissent à la métamorphose (avec toutes sortes de degrés dans cette disparition) ; les arcs restants, ainsi que la région copulaire, diminuent en certains points ou s'hypertrophient en d'autres ; il y a, en outre, néoformation de pièces (radii posteriores, cartilage en anse, fig. 48 et 54) ; on voit même, fait extrêmement curieux, une partie d'arc disparaître puis s'y *substituer* une pièce nouvelle sans que la morphologie de cet arc soit apparemment changée (cas de *Spelerpes*, L. Smith) ; ce dernier cas doit conseiller toute prudence dans les homologies.

Chez les REPTILES, chez les OISEAUX, nous trouvons également des exemples de néoformations très curieux, notamment l'extrême hyperdéveloppement de l'arc Br 1 chez les *Pics*, lequel s'allonge

jusque sur la face dorsale du crâne, descend même sur la racine du bec (fig. 89) ; néoformés sont aussi l'entoglosse des CHÉLONIENS (fig. 77), le paraglosse des OISEAUX (fig. 91), le cartilage en anse de *Melopsittacus* (fig. 88). Toutes ces néoformations sont commandées par des nécessités fonctionnelles. Les exemples que nous venons de citer sont ceux de pièces entièrement nouvelles, sont des *néoformations totales* ; mais on pourrait étendre ce chapitre et y faire rentrer les *néoformations* partielles, c'est-à-dire toutes les adaptations et par conséquent tout ce qui persiste à l'exception des organes purement « rudimentaires ». Pour ne prendre qu'un exemple : le processus lingual des OISEAUX est considéré par nous comme l'homologue de celui des POISSONS ; mais il reste entendu que ce n'est que son ébauche primitive embryonnaire qui peut mériter ce rapprochement (Kallius), car le grand développement que nous lui voyons chez l'adulte est acquis secondairement (non par ancestralité, non par simple persistance), est donc néoformé (fig. 85).

A côté des néoformations et des adaptations avec ou sans néoformations apparentes, nous voyons des persistances. Aux plus simples de ces persistances, aux organes démunis de fonction mais qui sont là où ils doivent être par rapport au plan initial de construction des Vertébrés, on donne le nom d'*organes rudimentaires*. Ce sont des vestiges, des témoins, la preuve de la ténacité héréditaire de ce plan initial et on doit leur attribuer la plus grande importance. Certains ont émis l'hypothèse qu'ils persistaient non seulement par hérédité mais parce qu'ils échappaient à toute adaptation (Augier). Nous en rappellerons plus loin des exemples chez les AMPHIBIENS larvaires (fig. 44 et 47) et surtout chez l'HOMME (fig. 133) ; l'instabilité de l'appareil hyobranchial humain indique bien son peu de fonction, son rôle en partie représentatif ; il est là non seulement parce qu'il doit fonctionnellement y être mais parce qu'il a été.

*
* *

D'après tout ce qui précède, il est certain que l'appareil branchial est homologue dans son ensemble chez les Vertébrés, que les arcs, d'après la fixité de leurs rapports nerveux et d'après leur situation réciproque, se correspondent, malgré les adaptations qu'ils subissent, d'une espèce à l'autre à travers toutes les classes. *Mais*

leurs pièces constitutives se correspondent-elles ? La subdivision d'un arc est-elle un fait très secondaire ? Se manifeste-t-elle d'une façon morphologique désordonnée ? N'est-elle que purement adaptative ? Ou bien fait-elle partie du plan de construction initial et va-t-elle s'imposer, persister comme persiste et s'impose la métamérisation des parois intestinales céphaliques chez des animaux aussi éloignés de leurs ancêtres aquatiques que le sont les MAMMIFÈRES ?

C'est une question qui a été posée il y a longtemps et à laquelle il est encore difficile de répondre. Nous avons cependant rapporté bon nombre de travaux modernes très intéressants à son sujet. On a pu juger de sa difficulté à propos de l'arc hyal chez les POISSONS car elle se pose dès les POISSONS pour les arcs qui ont changé de fonction :

L'arc hyal chez les CHONDRICHTHYES n'est formé que de deux pièces (H et Hmd), mais il y a de précieuses exceptions : ainsi la formule de *Pleuracanthus* et *Acanthodes* est Hyh - Ceh - Hmd ; ou suivant Jaekel, Hyh - Ceh - Eph - Phh.

Celle des HOLOCÉPHALES est : H - Eph - Phh (fig. 27).

Il est donc probable que *H* (*hyoïdeum*) représente deux pièces primitivement séparées (Hyh + Ceh) et que *Hmd* (*hyomandibulum*) a la valeur d'un épiphyal, le pharyngohyal étant atrophié ou confondu avec lui. Luther et d'autres ont d'ailleurs signalé un Phh rudimentaire anormal chez plusieurs SÉLACIENS ; Schmalhausen retrouve au cours du développement de *Hmd* chez *Acipenser* la trace d'un Phh, plus tard confondu. (fig. 17a)

Chez les RAJIDÉS, l'arc hyal pose un nouveau problème : il a toutes les apparences de s'être dédoublé, d'avoir reformé en arrière de lui un nouvel arc semblable aux arcs Br et, dans son ébauche plus craniale, de s'être en partie atrophié ; pour le mécanisme de ce dédoublement, nous avons repoussé la théorie de Van Wijhe et accepté celle de Krivetzki (fig. 28 et 30).

Chez les TÉLÉOSTOMES, l'arc hyal est encore différent : il comprend cinq pièces (Hyh - Ceh - Ih - Sy - Hmd) (l'hypohyal, le céra-tohyal, l'interhyal, le symplectique et l'hyomandibulaire, fig. 24). Nous avons longuement exposé toutes les conceptions imaginées pour faire rentrer un arc aussi atypique dans le schéma général

de l'arc branchial des POISSONS, indiqué notamment les ingénieuses hypothèses d'Allis, mais avons conclu plus simplement : *Ih, Sy, Hmd des Téléostomes ne sont qu'une subdivision adaptative d'une pièce homologue de Hmd des Sélaciens.*

Le problème de l'origine des copules (chez les SÉLACIENS) a retenu toute notre attention (Cf. plus haut) ; leur modalités ne nous ont intéressées que pour savoir si elles étaient secondaires (Gegenbaur) ou primaires (Vialleton) et nous avons conclu contre cette dernière hypothèse puisque nous avons admis leur origine arcuale.

Chez les DIPNEUSTES l'appareil hyobranchial est très régressé ; sa région copulaire l'est même plus qu'elle ne le sera chez les AMPHIBIENS ; mais ces dispositions ne sont pas primaires ; elles sont secondairement acquises puisque l'arc hyal de *Cératodus* montre ontogénétiquement les restes des pièces de l'arc hyal d'un TÉLÉOSTOME, puisque chez *Protopterus* on trouve encore dans certains arcs la segmentation en Cebr et Epbr (fig. 43).

Chez les AMPHIBIENS larvaires, les plus précieux à considérer, les subdivisions arcuales sont souvent plus nettes que chez les DIPNEUSTES. L'arc hyal ne s'étend jusqu'au squelette axial (neuro-crâne) que chez quelques ANOURES, mais dans ce développement maximum une seule pièce y est complètement délimitée, c'est l'hypohyal ; les autres n'y peuvent être qu'hypothétiquement supposées (Schmalhausen, fig. 63). Dans les arcs Br persistants, on distingue deux pièces (Hybr et Cebr) ou (Cebr) (fig. 45 et 51).

Chez les AMPHIBIENS adultes les arcs, encore plus réduits numériquement, se sont souvent simplifiés par fusion secondaire, entre elles et avec la copule, de leurs pièces constitutives primaires (fig. 45). Cependant, l'indivision arcuale existe parfois dès les stades embryonnaires les plus précoces (fig. 46) ; mais, en nous basant sur les nombreux exemples de fusion secondaire, nous défendons l'idée que, en général, *cette non-subdivision arcuale n'est pas phylogénétiquement primitive mais qu'elle a succédé à la disposition initiale des Poissons* ; Drüner et d'autres ont apporté de précieux documents d'interprétation en signalant quelques variations de l'appareil hyobranchial chez la larve et l'adulte : ainsi, on peut voir la subdivision arcuale ne s'effacer ou n'apparaître qu'*unilatéralement* chez tel individu, de même qu'on peut voir *unilatéralement* (fig. 44) apparaître une pièce arcuale rudimentaire. Dans ces ano-

malies nous trouvons de beaux exemples de rappel ancestral et nous ne pouvons les interpréter qu'en revenant aux dispositions typiques des arcs des POISSONS.

La masse copulaire est plus développée que chez les DIPNEUSTES et peu et irrégulièrement subdivisée ; ces subdivisions rappellent parfois les basibranchiaux des POISSONS (fig. 50) elles tendent à s'effacer après la métamorphose.

*
* *

Chez les REPTILES, la subdivision arcuale est beaucoup moins nette que chez les AMPHIBIENS larvaires. L'arc hyal est homocontinu avec la columelle, c'est-à-dire s'étend jusqu'au crâne chez *Sphenodon*, mais il ne montre alors, comme chez *Rana*, qu'une pièce bien délimitée : Hyh (fig. 73). Cependant, en se basant sur l'apparition des centres cartilagineux chez l'embryon (Versluys) et en tenant compte de l'identité des rapports de la columelle avec la vena capitis lateralis et le nerf VII, on est en droit d'admettre avec Schmalhausen, Goodrich, la présence des ébauches des pièces typiques des POISSONS (*Acipenser*), c'est-à-dire d'une pièce étendue de Hyh à la columelle (Ceh) et d'une petite pièce extra et mésostapédiale (Eph) bifurquée en processus dorsal (suPhh) et stapes (inPhh) (fig. 63).

Les arcs Br sont le plus souvent indivis (fig. 69 et 71) ou subdivisés en deux pièces : Hybr - Cebr ou peut-être : Hybr + Cebr — Epbr (?) (fig. 72 et 80).

La copule n'est plus subdivisée, elle est souvent munie d'un processus lingual très précoce (fig. 68), beaucoup plus développé que celui des POISSONS ; chez l'embryon, il y a trace blastémale d'un copulostyle analogue à celui des AMPHIBIENS larvaires et des POISSONS (fig. 65). Enfin au processus lingual se surajoute chez les CHÉLONIENS, une pièce néoformée, l'entoglosse (fig. 78).

*
* *

Chez les OISEAUX, l'arc hyal disparaît ; l'arc Br 1 persistant est généralement subdivisé en deux pièces (Hybr, Cebr), qui prennent

un très grand développement secondaire (fig. 89). La copule est souvent d'une seule masse (fig. 91) mais parfois subdivisée en processus lingual, corps et copulostyle (fig. 92) ; ce dernier peut être lui-même pluripartite ; ces séparations représentent sans doute des limites entre des éléments primordiaux quoique ceux-ci soient très remaniés.

Comme chez les POISSONS, les AMPHIBIENS larvaires et les REPTILES, nous pensons que *le processus lingual n'est pas un basihyal mais un élément préhyal* (en raison de sa situation), c'est-à-dire un élément hyomandibulaire. Ici, cet élément est en grande partie néoformé. Au processus lingual des OISEAUX se superpose un paraglosse que, avec Kallius, nous considérons comme néoformé et non d'origine hyale.

*
* *

Chez les MAMMIFÈRES, l'arc hyal, contrairement à beaucoup d'AMPHIBIENS et de REPTILES, aux OISEAUX, est en général l'arc le plus développé. Chez les RUMINANTS adultes où il a son maximum d'extension, il est subdivisé en trois pièces articulées : hypohyal, cératohyal, stylotympanohyal, ce dernier étant soudé au neurocrâne otique ; ces trois pièces constituent la chaîne hycôidienne. Hyh apparaît homologue de celui des classes précédentes. La signification des autres pièces reste discutée ; Broman chez l'embryon humain décrit deux centres de chondrification dans la pièce dorsale (stylohyal, latérohyal) ; on peut alors admettre que le Ceh mérite son nom, que le stylohyal est homologue d'un Eph, et que le latérohyal représente un suprapharyngohyal (suPhH), tandis que l'étrier serait un inPhH (Schmalhausen, Goodrich).

Broman voit, en effet, chez l'embryon une liaison mésenchymateuse fugace entre le latérohyal et l'étrier sous forme d'interhyal. Le latérohyal serait donc l'homologue du processus dorsal de la columelle des REPTILES (fig. 82).

Secondairement, l'extrémité dorsale du latérohyal perd toute relation avec le stapes. Par contre, il devient homo-continu avec le stylohyal et avec la crista parotica du neurocrâne (de façons diverses chez les différentes espèces, Van Kampen, fig. 128).

Le corps de l'Hyoïde résulte de l'accroissement d'un centre impair de chondrification qui a toutes les apparences d'un basi-hyal. Très souvent ce corps possède un processus lingual 'néo-formé' (fig. 107). D'une pièce à l'autre, les trois pièces définitives précédentes présentent beaucoup de variations spécifiques dans leur étendue ; certaines peuvent même disparaître ; disparition (fig. 104), atrophie (fig. 125), hypertrophie (fig. 134) résultent de l'adaptation de la chaîne hyoïdienne à son rôle de support musculaire et de suspenseur de l'appareil lingual.

Chez certaines espèces, il y a des dispositions très différentes des précédentes ; ainsi chez *Ornithorhynchus* (fig. 105) l'arc hyal est totalement homocontinu. Cette asegmentation totale est interprétée par nous comme une disposition phylogénétiquement secondaire à un état primitif segmenté.

Chez la plupart des Cétacés, (fig 104) la chaîne hyoïdienne, complète, ne montre pas de Ceh ; pour nous, ses matériaux formateurs n'ont pas disparu, ils se sont fusionnés secondairement avec Sth.

Chez quelques Cétacés, Hyh peut devenir homocontinu avec Bah (fig. 113).

Chez beaucoup de Mammifères, il en est de même entre Bah et Thh.

Ces *homocontinuités totales ou partielles* ne doivent pas nous surprendre, car nous en avons vu des exemples chez les Amphibiens et les Reptiles ; tantôt nous les voyons se former durant l'autogénèse (Thh et Bah chez *Sus scrofa*, figs 96, 97, 128 bis), tantôt nous supposons qu'elles sont phylogénétiquement secondaires, c'est-à-dire déjà fixées dans l'autogénèse.

Mais il y a aussi des *variations individuelles* intéressantes à considérer ; ainsi l'HOMME a normalement une chaîne peu développée ne comprenant que le stylo tympanohyal et l'hypohyal réunis par un ligament ; il peut être plus atrophié par disparition de l'hypohyal ou réduction du stylohyal ; il peut être moins atrophié par hyperdéveloppement des éléments précédents, par réapparition d'un cératohyal (fig. 133) ; enfin, la chaîne peut être aussi complète que chez les Ruminants par extension de ces trois éléments (fig. 132).

Mais il est des variations difficiles à interpréter : il peut apparaître une pièce supplémentaire dans la région du cératohyal ; si

celle-ci ne se manifestait que chez l'HOMME, on pourrait la considérer comme une simple dissociation d'un élément typique voisin, car nous connaissons beaucoup de cas où des organes squelettiques en voie d'atrophie se fragmentent. Mais nous sommes arrivés à retrouver cette pièce accessoire très anormale chez un RUMINANT (*Ovis aries*), c'est-à-dire chez un animal dont la chaîne hyoïdienne est toujours complète ; nous ne pouvons rien dire sur son homologie comparativement aux ancêtres des MAMMIFÈRES ; cependant cette observation nous a démontré que cette pièce anormale accessoire appartenait au territoire du cératohyal, était un cératohyal accessoire et non une dépendance des deux éléments voisins.

Les arcs Br sont représentés chez les MAMMIFÈRES par l'arc Br 1 ou thyrohyal (grande corne de l'Hyoïde). De plus, les MONOTRÊMES démontrent parfaitement que le cartilage thyroïde résulte de la transformation des arcs Br 2 et 3 (Dubois, Göppert) et que la lame intermédiaire primitive de ce cartilage (Nicolas) a utilisé les éléments formateurs d'un basibranchial (Göppert, fig. 110).

Nous nous sommes demandés ce que représentait l'homocontinuité (fig. 109, 105) existant parfois entre la corne supérieure du thyroïde (Br 2) et le thyrohyal (Br 1). La corne thyroïdienne représente l'extrémité dorsale de l'arc Br 2 ; très développée, elle se fusionne ou s'articule avec Thh, c'est-à-dire Br 1 ; régressée, elle se fragmente (cartilage triticé de *Homo*) ou s'en écarte (*Sus*, *Lepus*). Ce ne sont pas là des dispositions analogues à celles que nous constatons au niveau des arcs les plus caudaux des POISSONS, REPTILES, AMPHIBIENS.

*
* *

Dans tout ce qui précède il n'a été question que des éléments cartilagineux de l'appareil hyobranchial ; ceux-ci subissent, à partir des TÉLÉOSTOMES une *transformation osseuse* plus ou moins complète que nous avons soigneusement étudiée. Mais dans l'homologie des pièces hyobranchiales il faut, avant tout, tenir compte des centres de chondrification ; l'ossification est un phénomène *secondaire et tardif*, beaucoup plus adaptatif et variable.

Cela ne veut pas dire que son étude soit sans intérêt, même au point de vue Evolution auquel nous nous sommes placés ; il faut bien connaître le squelette osseux, puisque nous n'avons que lui pour comparer les animaux fossiles aux actuels ; souvent aussi les centres osseux se superposent aux centres cartilagineux et sont donc l'image de dispositions primordiales ; parfois même deux centres osseux dans une pièce cartilagineuse sont l'indice que cette pièce unique au moment de l'ossification est née très précocement par deux centres de chondrification (exemple de l'hyomandibulo-symplectique chez les TÉLÉOSTÉENS, fig. 19 et 20). L'étude de l'ossification nous apporte donc des documents *complémentaires*, mais ceux-ci doivent être utilisés avec prudence : ainsi, il serait faux de voir dans les deux pièces osseuses du cératohyal des TÉLÉOSTÉENS, deux pièces primitives (fig. 24) et les noms que donnaient à celles-ci les auteurs anciens (cératohyal et épihyal) sont erronnés ; de même les centres osseux de nombre très variable que l'on observe dans la copule des CHÉLONIENS (fig. 79) ne doivent pas être pris comme des éléments basibranchiaux ; de même encore, la parité originelle du basihyal osseux chez certains MAMMIFÈRES (fig. 99), etc.

*
*
*

Ce résumé n'est qu'une faible synthèse de tous les documents que nous avons réunis et ces documents, si nombreux soient-ils, ne sont qu'un incomplet écho des multiples efforts des zoologistes. On pourrait nous reprocher dans ces conclusions de ne pas dire carrément : nous avons apporté tel document nouveau ou telle conception nouvelle. En ce qui concerne nos observations les plus intéressantes, nous renvoyons aux figures personnelles de cet ouvrage. Par ailleurs, notre effort a été surtout de cohésion, défendant l'idée qu'à travers tous les Vertébrés se poursuit l'évolution de l'appareil branchial, évolution lente et progressive *en général*, parfois rapide et divergente dans les espèces les plus spécialisées de chaque classe des Vertébrés.

BIBLIOGRAPHIE

- AGAR. — The spiracular gill clefts in *Lepidosiren* and *Protopterus*. — *An. Anz.*, V. 28. — 1906.
- AGASSIZ L. — Recherches sur les Poissons fossiles. — Neuchâtel, 1833-1843.
- ALBRECHT P. — Valeur morphologique de l'art. mandibul. du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouïe. — *Bul. Soc. anth.*, Bruxelles, 1883.
- ALLIS E.-P. — The cranial muscles and branchial and first spinal nerves in *Amia calvia*. — *J. of Morph.*, V. 12, 97.
- ALLIS E.-Ph. — The pseudo branchial and carotid arteries in *Polyterus*. — *An. Anz.*, V. 37. — 1908.
- ALLIS E.-P. — Certain homologues of the palatoquadrate of the Selachians. — *An. Anz.*, V. 45. — 1914.
- ALLIS E.-P. — The homologues of the Hmd of the gnathostome fishes. — *J. of Morph.*, V. 26. — 1915.
- ALLIS E.-P. — The homology of the muscles related to the visceral arches of the gnathostomes fishes. — *Quart. J. Mic. Sc.*, V. 62. — 1917-1918.
- ALLIS E.-P. — On the origine of the Hmd of Teleostomi. — *An. Record*, V. 15. — 1918.
- ALLIS E.-Ph. — The cranial anatomy of *Polyterus* with special reference of *Polypterus bichir*. — *J. of Anat.*, V. 56. — 1922.
- ALLIS E.-Ph. — Are the polar and trabecular cartilages of vertebrates embryos the Pharyngeal elements of the mandibular and premandibular arches ? — *J. of Anat.*, V. 58. — 1923.
- ALLIS E.-Ph. — In further explanation of my theory of the polar and trabecular cartilages. — *J. of Anat.*, V. 26. — 1923.
- ALLIS E.-Ph. — On the homologues of the prechordal portions of the skull of *Holocephali*. — *J. of Anat.*, V. 60. — 1926.
- ALLIS E.-P. — Concerning the homologie of the Hmd and préoperculum. — *J. of Anat.* — 1928.

- ALLIS E.-Ph. — Homologies of the hypophysial pit and the polar and trabecular cartilages of fishes. — *J. of Anat.*, V. 65. — 1931.
- D'ALTON E. — Beschreibung des Muskel-system einer Python bivittatus. — *J. Muller's Arch.*, 1834.
- ANCEL. — Ligament stylo-hyoidien. — *Bib. Anat.*, V. 10.
- ANTHONY R. — La poche gutturale du Tapir. — *Bul. S. c. Véter.*, Lyon, 1920.
- ANTHONY R. — Les affinités des Cétacés. — *Ann. de l'Institut Océan.*, V. 3. — 1926.
- ANTHONY R. et COUPIN F. — Recherches anat. sur le vestibule de l'appareil respiratoire (poche gutturale, hyoïde, larynx) du Mésoplodon. — *Memorias del Instituto español de oceano-grafia*, Madrid, 1930.
- ATKINSON Ed. — On some points of osteology of the Pichicieco (*Chlamydaphorus truncatus*. Harlan). — *J. Of. Anat. and Phys.*, T. V. — 1871.
- AUGIER M. — Squelette céphalique. — *In traité Anat. Humaine*, Poirier-Charpy, 1931.
- AYERS H. — Concerning vertebrate cephalogenesis. — *J. of Morphol.*, V. 4. — 1890.
- AYERS H. et JACKSON C.-M. — Morph. of the Myxinoïd. — *J. of Morp.*, V. 17. — 1910.
- BALESTRA et CHÉRIE-LIGNIÈRE. — Sui derivati del secondo arco branchiale nell'Uomo adulto. — *Arch. di Anat. e Embr.*, V. 3. — 1904.
- BALFOUR. — Traité d'Embr. et d'Organogénie comparée (traduc. Robin, Paris, 1885).
- BARALDI. — Alcune osservazioni sull'origine del cranio umano e di altri mammiferi. — *G. della R. Accad.*, Torino, 1872.
- BEAUREGARD M. — Note sur le cœur et le larynx des Cachalots. — *C. R. S. Biol.* — 1884.
- BEAUREGARD M. — Recherches sur l'appareil auditif chez les Mammifères. — *J. Anat. et Phy.* — 1894.
- BERCHE (L. Van de). — Recherches sur la déglutition des Poissons osseux. — *Ac. Roy de Belgiq.* — *Bull. Clas. Sc.* — 1928.
- BERT P. — Physiologie comparée de la respiration, Paris, 1870.
- BERTELLI. — Sulla morfologia e sullo sviluppo della laringe degli Uccelli. — *Monit. Zool. Ital.*, Anni 17. — 1906.
- BETCHOV N. — Premier développement de l'oreille moyenne chez le Porc. — *Th. de Genève.* — 1916.
- BALABAI P. (1927). — Structure et formation de l'appareil branchial chez *Petromyzon*. — *III^e Congrès zool. Russe*, Léningrad 1928 (en Russe).
- BAUR G. — Quadrate of Mamm. — *Quart J. of. Mic. Sc.* — 1887.
- BEDDARD F. et CHALMERS M. — On the Anat. of *Palamedea cornuta*. — *Proc. Zoo. S.*, London, 1894.
- BEER (de) G.-R. — On the devel. of skull of *Torpedo*. — *Quart J. of. Mic. Sc.*, V. 280. — 1926.

- BEER (de) G.-R. — Chondrocranium of Salmo. — *Quart J. of. Mic.*, V. 71. — 1928.
- BEER (de) G.-R. — On the devel. of the skull of the Shrew. — *Ph. Tr. of R. S.*, V. 217. — 1929.
- BEER (de) G.-R. et WOODGER J.-H. — The early devel of the skull of the Rabbit. — *Philos Trans. London*, V. 218. — 1930.
- BEER (de) G.-R. — The develop. of the skull of Scyllium canicula L. — *Quart f. Mic. Sc.*, V. 57. — 1931.
- BEER (de) G.-R. — On the skeleton of the hyoid arch in Rays and Skates. — *Ibid.*, V. 298. — 1932.
- BENDER Otto. — Die Homol. des Spritz-loches der Selacuhier und der Paukenhöllen der Amphibien, Sauropsiden and Saugetiere auf Grund ihrer innervation. — *Verhandl. der Anat.*, Gesell, 1907.
- BENDER Otto. — Über die Herkunft und Entw. der Columella auris bei Testudo graeca. — *An. Anz.*, V. 40. — 1900.
- BENDER Otto. — Die Entwicklung des Hyobranchialapparats und des Kehlkopfes. — *Abh. der bayer. akad. Wiss. Meth. Phys.*, V. 77. — 1914.
- BILANCIONI et GROCE. — L'apofisi stiloide del temporale e le varietà della sua direzione. — *Arch. ital. di Otol.*, V. 6, 1931.
- BISCHOFF Th.-L.-W. — Einige Beiträge zur Anat. des Duyong. — *Muller's Arch. f. Anat. u. Phys.*, V. 14. — 1847.
- BLUME W. — Über des Hyoid einiges einheimischer Anuren. — *Gegenbaurs jahrb.*, V. 61. — 1929.
- BOAS J.-P. — Die Schläfen-überdachung und das Palatoquadrate in ihrem Verhältniss zur übrigen Schädel bei den Dipnoern und den terrestrien Wirbelt. — *Morp. Jahr.*, V. 49. — 1914.
- BOENNENGHaus G. — Das Ohr des Zahnwales. — *Zool. Jahrb.*, V. 19. — 1904.
- BOGOLUBSKY S.-N. — Morphologie des Hyoïdapparates der Amphibiens. — *Russky zool. Zurn.*, T. 6, 1926 (texte allemand).
- BONANNO Tr. — Sulle modificazione di struttura delle cartilagini laringea nelle diverse età. — *Laborat. di Anat. Norm. della R. Univers. di Roma.*, V. 13. — 1908.
- BONDY G.-Verg. — Anatomie des Gehörorg. der Säugern. — *An. Heft.*, V. 35. — 1909.
- BOONSTRA D.-L. — A note of the Hyoïd apparatus of two Permians Reptiles (Pareiasaurians). — *An. Anz.*, V. 57. — 1932.
- BORN. — Über die Derivate des Embryonalen Schlundbogen und Schlundspalter bei Säugetieren. — *Arch. F. Mikr. Anat.*, V. 22. — 1883.
- BOVERI Th. — Die Nierenkanälchen des Amphioxus. — *Zool. Jahrbuch*, V. 5. — 1892.
- BRACHET A. — Traité d'Embryologie des Vertèbres. — Masson, 1921.
- BRAUN M. — Bemerkungen über das Zungenbein von Mustela martes. — *Zool. Anz.*, V. 29. — 1905.
- BRAUS H. — Kiemenapparat von Heptanchus. — *An. Anz.*, V. 29. — 1906.
- BRIDGE T.-V. — Cranial Osteology of Amia calva. — *J. of Anat.*, V. II. — 1877.

- BRIDGE T.-V. — On the Osteology of *Polyodon folium*. — *Phil. Trans. of R. S., London*, V. 169. — 1878.
- BRIDGE T.-V. — *Lepidosiren*, Dipnoi. — *Trans. of. Zool. S. of. London*, V. 14. — 1898.
- BRIDGE T.-V. — Morphology of the skull in the Paraguayan *Lepidosiren* and in other Dipnoïds. — *Trans Zool. London.*, V. 14. — 1898.
- BRIDGE T.-V. — Fisches. — *Cambridge Nat. Hist.*, V. 7. — London, 1904.
- BROCA et LENOIR. — Note sur un cas de persistance du cartilage de Meckel, avec absence de l'oreille externe du même côté. Considérations sur le développement du maxil. inférieur et des osselets de l'Ouïe. — *J. Anat. et Phys.*, V. 32. — 1896.
- BROCK G.-T. — Dev. of skull of *Leptodeira*. — *Quart. J. of. Mic. Sci.*, V. 72. — 1929.
- BROM R. — On the organ of Jacobson in the Hyrax. — *J. of Anat.*, V. 32. — 1898.
- BROM R. — On the dev. of the pterygo-quadrate arch in the Lacertilia. — *J. of Anat.*, V. 37. — 1902.
- BROM R. — On the structure of the Theriodont mandible and its mode of articulation with the skull. — *Proc. Zool. Soc. London*, V. 1. — 1904.
- BROMAN I. — Der Gehörorgans des Säuger. — *An Heft.*, V. 7. — 1899.
- BROMAN I. — Die Entw. geschicht der Gehörknöchelchen beim Menschen. — *An Heft.*, V. 7. — 1899.
- BROMAN I. — Ueber die Entw. der Gehörknöchelchen beim Menschen. — *Verhand. der Anat. Gesell.*, Kiel, 1918.
- BROOM R. — On the structure of the internal ear, of the basicranial nerves in *Dicynodon* and the homologie of the mammalian auditory ossicles. — *Proc. Zool. S. London*, 1912.
- BRONN H.-G. — Klassen und Ordnungen des Tierreiches. — *V. Abt. Mammalia* (Bearb. von C.C. Giebel et W. Leche. — Leipzig, 1874-1900).
- BRONN H.-G. — Amphibien (Hoffmann), 1878-1878.
- BRONN H.-G. — Reptilien (Hoffmann), 1890.
- BRONN H.-G. — Aves (H. Selenka), 1891.
- BRUNI A.-C. — Intorno ai derivati chelitrîci estracranici del secondo arco branchia'e nell'uomo. — *Reale Accademia delle scienze di Torino*, 1908.
- BUGAJEW J. — Über das Pharyngomandibulare der Knorpel-ganöiden. — *An. Anz.*, V. 67. — 1929.
- BUGAJEW J. — Über den Bau des Oberkieferapparats bei den Acipenseriden und den niederen Haifischen. — *An. Anz.*, V. 68. — 1930.
- BURLET (de) H.-M. — Die Entw. des Walschädels (Zusammenfassung). — *Morph. Jahr.*, V. 50. — 1916.
- BURNE R.-H. — On the presence of branchial baskett in *Myxina glutinosa*. — *Proc. Zool. S. London*, 1892.
- BURNE R.-H. — Contribution of the Myology and visceral Anatomy of *Chlamyphorus truncatus*. — *Proc. Zool. S.*, V. 4. — 1901.

- BUTSCHLI O. — Vorlesungen uber vergl. Anatomie, Leipzig, 1910.
- CALORI L. — Sulla anatomia dell Axolott. — *Mem. Acad. d. Instit. di Bologna*, V. 3. — 1851.
- CAMERANO L. — Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai salamandridi normalmente apneumoni. — *An. Anz.*, V. 9. — 1894.
- CAMERANO L. — Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione negli anfibi Urodeli. — *An. Anz.*, V. 12. — 1896.
- CANNIEU. — Un cas d'appareil Hyoïdien complet. — *S. Anat. et de Ph. de Bordeaux*. — 1896.
- CARONES. — Abnormality of the hyoïd-bone. — *Rev. Med. del Rosario de Santafé*, V. 17. — 1927.
- CHAINE J. — Anatomie comparée de certains muscles sus-hyoïdiens. — *Thèse*, Paris, 1900.
- CHAINE J. — Myologie de la région sus-hyoïdienne de la Girafe. — *Soc. Sc. Phy-Nat.*, Bordeaux, 1902-1903.
- CHAINE J. — Note sur le Stylohyoïdien de la Gazelle d'orcas. — *Soc. Sc. Phy-Nat.*, Bordeaux, 1902.
- CHAINE J. — Contribution à la morphologie des ligaments accessoires de l'articulation temporo-maxillaire. (*Académie des Sciences*, 2 février 1903).
- CHAINE J. — Sur la signification morphologique de certains muscles rudimentaires des Mammifères. — *C. R. S. Biol.* — 1903.
- CHAINE J. — Contribution à l'étude de la langue des poissons. — *C. R. S. Biol.* — 1904.
- CHAINE J. — L'appareil hyoïdien du Varan nébuleux (*Varanus nebulosus* Dum.). — *C. R. S. Biol.* — 1904.
- CHAINE J. — Sur la « gaine de la langue » des Pics. — *C. R. S. Biol.* — 1904.
- CHAINE J. — Sur les muscles de la langue du « Fou de Bassan ». (*Sula Bassana*, Briss). — *Soc. Sc. Phys. et Nat.*, Bordeaux, 1904.
- CHAINE J. — Sur les causes de l'insertion du digastrique de quelques Mammifères sur l'Hyoïde. — *C. R. S. Biol.* — 1907.
- CHAINE. — Tableau synoptique du développement du lapin. — Paris, 1911.
- CHAINE J. — Sur la perte progressive des insertions postérieures de certains muscles céphaliques. — *Acad. des Sciences*, 1927.
- CHEMIN. — L'appareil hyoïdien et son fonctionnement chez *Calotes versicolor* (Note pour servir à l'Anat. de l'Os Hyoïde). — *Bib. Anat.*, V. 7. — 1899.
- CHEMIN et GOURDON. — Sur un cas de persistance de l'appareil hyoïdien de l'Homme. — *J. de Méd. de Bordeaux*. — 1899.
- CHÉRIE-LIGNIÈRE. — Ancora sui derivati del secondo arco branchiale. — *Arch. per l'antropologia et l'etnologia*. — 1906.
- CHÉRIE-LIGNIÈRE. — *Anat. topogr. del collo dell'adulto*. — *Tesa*, Torino, 1908.
- CLEMENS P. — Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere. — *Anat. Hefte*, V. 5. — 1894.
- COLE F.-J. — A monograph. on the general morphologia of the Myxinoïd-fishes based on a study of Myxine. — *Tr. S. Edimburg*. — 1906-1907.
- COLIN. — Physiologie comparée des animaux, V. 2. — Paris, 1871.

- COPE E.-D. — The Hyoid structure in amblystomid Salamanders. — *Amer. Nat.*, V. 21. — 1887.
- COPE E.-D. — Ossicula auditus of the Batrachia. — *Amér. Nat.*, V. 22. — 1883.
- COPE E.-D. — The Batrachia of North America. — *B. Unit. States Nat. Muséum*, n° 34. — 1889.
- COPE E.-D. — Hyoid and otic Elements in Batrachia. — *J. of Morph.*, V. 2. — 1889.
- CORSY F. — L'appareil hyoïdien n'est que la persistance de l'état fœtal. — *C. R. S. Biol.* — 1920.
- CORSY F. — A propos d'un cas d'appareil hyoïdien. — *Marseille-Méd.* — 1920.
- CORSY F. — Un nouveau cas d'appareil hyoïdien. — *C. R. S. Biol.* — 1920.
- CORSY F. — Anomalies multiples dans la sphère du deuxième arc. — *Marseille-Méd.* — 1920.
- CORSY F. — Appareil hyoïdien complet et appareil hyoïdien inversé. Essai d'interprétation. — *Ass. Anat. Varsovie.* — 1931.
- CORSY F. — Ceratoyal accessoire chez un fœtus de mouton. — *Ass. Anat. Nancy.* — 1932.
- COUVREUR E. — Etudes sur la respiration des poissons. — *Ann. Soc. Lin. Lyon*, T. 44. — 1897.
- COUVREUR E. — Nouvelles recherches sur la respiration pulmonaire chez les Batraciens. — *Ann. Soc. Lin. Lyon*, T. 45. — 1898.
- COUVREUR E. — Nouvelles études sur la respiration des Chéloniens. — *Ann. Soc. Lin. Lyon*, T. 45. — 1898.
- CROWDEN T.-R. — Three cases of osseous stylohyoid. — *Arch. Méd. Détroit*, V. 7. — 1901.
- CUVIER G. — Etude sur l'Anatomie comparée. — 1810.
- CUVIER G. — Recherches sur les ossements fossiles. — Paris, 1824.
- CUVIER G. — Leçons d'Anatomie comparée. — Paris, 2^e édition, 1835.
- CUVIER et VALENCIENNES. — Histoire naturelle des Poissons. — 22 volumes, Paris, 1828-1840.
- DAVISON L. — A contribution to the anatomy and phylogeny of Amphiuma means, Gardner. — *J. of Morphol.*, V. 9. — 1895.
- DEAN. — Morphology of the Cladoselache. — *J. of Morphol.*, V. 9. — 1894.
- DEAN B. — Chimeroïd-fisches. — *Carneg. Instit. Washington.* — 1906.
- DECKER F. — U. den Primordialcranium einiger Saugetiere. — *In. Dis. Wurzburg*, 1883. — *Zeitsch. wiss. Zool.*, V. 38. — 1883.
- DEBIERRE Ch. — Sur l'appareil hyoïdien considéré dans la série des Vertébrés. — *B. de la S. Zool. de France.* — 1885.
- DEINSE A.-B. (Van). — Uber Variationen in Visceralskelett von Acanthias vulgaris. — *An. Anz.*, V. 49. — 1916.
- DELON Jeanne. — Un cas d'appareil hyoïdien complet bilat. — *Ann. d'Anat. path.* — 1927.
- DENKER A. — Zur Anat des Gehörganes der Cetecae. — *An. Heft.*, V. 19. — 1902.

- DIEULAFE et HERPIN — L'apophyse angulaire du maxil. inf. Proc. Sandifortü. — *J. Anat. et Phys.* V. 43. — 1907.
- DISLER N. et SEWERTZOFF A.-N. — Das Pharyngomandibulare des Selachier. — *An. Anz.*, V. 67. — 1929.
- DOBSON G.-E. — A monographia of the Insectivora, systematic and anatomy. — *Tr. of. Lin. Soc. Zoo.*, London, 1882.
- DOCHOW Fr. — Untersuchungen über einige knorpelige Organe des Schafes und der Ziege. — *Arch. f. wiss. Tierheilt.*, V. 51. — 1924.
- DOHRN A. — Studien zur Urgeschichte des Wirbelthier-Körper. — *B. Zool. Stat. Néapolis*, V. 4. — 1883.
- DOHRN A. — Zur Entstehung und Differenzierung der Visceralbögen bei Petromyzonen planeri. — *B. Zool. Stat. Néapolis*, V. 5. — 1883.
- DOLLO J. — Maelleus of Lacertilia. — *Quart. J. Mic. Soc.*, V. 23. — 1883.
- DOLLO J. — Sur la phylogénie des Dipneustes. — *Bull. de la Soc. Belge de Géologie*, V. 9. — 1895.
- DOMBROWSKI. — Suspensorial-apparat des Ichtyopsides. — *Zeitsch. ges. Anat. Ab. I*, V. 82. — H 6.
- DREYFUSS R. — Entw. des Mittelohres und des Trommelfells. — *Morp. Arbeit*, V. 2. — 1893.
- DRUNER L. — Studien der Anat. der Zungenbein, Kiemenbögen, Kehlkopfmuskeln der Urodelen. — *Zool. Jahrb.* — 1901-1904.
- DRUNER L. — Über die Muskulatur des Visceralskelettes der Urodelen. — *An. Anz.* V. 23. — 1903.
- DRUNER L. — Über der Anat. und Entw. des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. — *An. Anz.*, V. 24. — 1904.
- DUBOIS E. — Zur Morphologie des Larynx. — *An. Anz.*, Bd. I. — 1886.
- DUBOIS E. — Über den Larynx; ein Beitrag zur Anat. und Phylogenie der Cetaceen. — *Weberstudien über Säugetiere*. — Léna, 1886.
- DUBREUIL E. — Leçons d'Embryologie humaine. — Paris, 1929.
- DUBREUIL-CHANBARDEL. — Sur un cas d'ossification de la chaîne hyoïdienne. — *B. et M. S. d'Anthr.* — Paris, T. I, 1920.
- DUGES. — Recher. Anat. et Physiol. sur la déglutition des Reptiles. — *Annales des Sc. Nat.* — 1827.
- DUMERIL A.-L. — Dissertation sur la famille des poissons Cyclostomes, pour démontrer leur rapport avec les animaux sans vertèbres; suivie d'un mémoire sur l'Anat. des Lamproies. — Paris, 1812.
- DUVERNOY G.-L. — De la langue considérée comme organe de préhension des aliments ou recherches anat. sur les mouvements de la langue de quelques animaux, particulièrement de la classe des Mammifères et des Reptiles. — *M. Soc. Hist. Nat. Strasbourg*. — T. I, 1830.
- DUVERNOY G.-L. — Leçon d'Anat. comparée de Cuvier, recueillies et publiées par II^e éd., t. 4, Paris, 1835.
- DUVERNOY G.-L. — La langue des oiseaux et des reptiles. — *Ac. des Sc.*, 1836.
- DUVERNOY G.-L. — Du mécanisme de la respiration des poissons. — *Ann. Soc. Zool.*, t. XII, 1839.

- DWIGHT T. — Stylohyoid ossification. — *Ann. of Surgery*. — 1907.
- EALES N.-B. — Anatomy of the head of a foetal african Elephant (*Elephas-Africanus*. *Loxodonta Africana*). — *Tr. of R. S. of Edimbourg*. — 1926.
- ECKHARD G. — Das Zungenbein des Säugetiere mit Rücksicht auf das Stimmorgan und allgemeinen zoologischen Bemerkungen. — *Müllers Arch. f. Anat. u. Phys.* — 1847.
- EDGEWORTH F.-H. — The developpement of the head muscles of *Gallus domesticus* and other Sauropsida. — *Quart. J. Mic. Sc.*, V. 51. — 1907.
- EDGEWORTH F.-H. — Morph. of cranial muscle in some Vertebrates. — *Quart. J. Mic. Sc.*, V. 56. — 1911.
- EDGEWORTH F.-H. — Mandibular and hyoid muscles of Mammal. — *Quart. J. Mic. Sc.*, V. 59. — 1914.
- EDGEWORTH F.-H. — On the developpment of the cranial muscles in *Protopterus* and *Lepidosiren*. — *J. of Anat.*, V. 59. — 1915.
- EDGEWORTH F.-H. — On the developpment and Morph. of the Pharyngeal, laryngeal and Hypobranchial muscles of Mammals. — *Quart. J. Mic. Sc.*, V. 61. — 1916.
- EDGEWORTH F. — On the quadrate, in *Cryptobranchus*, *Menopoma*, *Hynobius*. — *J. of Anat.*, V. 57. — 1922.
- EDGEWORTH F. — On the cranial Hyobranchial skeleton and musculatur of *Cryptobranchus*, *Menopoma*, *Ellipsoglossa*. — *J. of Anat.*, V. 57. — 1922.
- EDGEWORTH F.-H. — Cranial muscles of *Tatusia* and *Manis*. — *J. of Anat.*, V. 57. — 1923.
- EDGEWORTH F.-H. — Mandibular and hyomandibular of *Orycteropus*. — *J. of Anat.*, V. 58. — 1924.
- EDGEWORTH F.-H. — On the autotilism of *Dipnoi* and *Amphibia*. — *J. of Anat.*, V. 59. — 1925.
- EDGEWORTH F.-H. — On the hyomandibular of *Selachii*, *Teleostomi* and *Ceratodus*. — *J. of Anat.*, V. 60. — 1926.
- EDGEWORTH F.-H. — On develop. of cranial muscles of Ganoïd fishes. — *Phil. trans. of S. London*, V. 217. — 1929.
- EDGEWORTH F. — On the devel. of cranial muscles of *Protopterus* and *Lepidosiren*. — *Phil. Trans. Edinburgh*, V. 26. — 1929.
- EDGEWORTH F.-H. — On the masticatory and hyoidmuscles of larvae of *Xenopus laevis*. — *J. of Anat.*, V. 64. — 1930.
- EDGEWORTH F.-H. — On the developpment of the external ocular, masticatores and hyoid muscles of *Sphenodon punctatus*. — *Proc. Zool. S. London*. — 1931.
- EDGEWORTH F.-H. — On the developpment of the *Monotremata*. — *Proc. Zool. S. London*. — 1931.
- EDGEWORTH F.-H. — On the developpment of the Hyoid bar and rays in *Plagiosomi*. — *J. of Anat.*, V. 66. — 1931.
- EKMANN G. — Neue experimentelle Beiträge zur rühen Entw. der Kiemenregion. *Soc. S. Fennicae*. — Helsingfors, 1922.
- ELLENBERGER et BAUM. — Handbuch der vergl. Anat. der Haustiere. — Berlin, 1921.

- ESCHWEILER R. — Zur Entw. des Stapedius und des Stapes. — *Arch. Mikr. Anat.*, V. 77. — 1911.
- ECDAILLE Ph. — On the structure and developpement of the Skull and laryngeal cartilages of Perameles. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 207. — 1916.
- EVANS H. et BARTHELEMEZ G. — Devel. of the human embryo during the period of somite formation. — *Contr. Embr. — Carneg. Inst.*, V. 17. — 1926.
- FISCHEL A. — Entw. des. Menschen. — Wien, 1929.
- FISCHER S.-G. — Anat. Abhandl-uber Perennibranchiaten un Derotremen, 1864.
- FLEISCHMANN A. — Die Kopfregion des Amnioten. — *Morphol. Jahrb.*, V. 58. — 1911.
- FLORENCE. — Des variations de l'appareil hyoïdien. — *Toulouse-Médical*, 1901.
- FLOWER W.-H. — On the connexion of the Hyoïd arch. with. the cranium. — *Report of the 40 meeting of British. Advanc. of Sc. London.* — 1871.
- FLOWER W.-H. — An introduction to the osteologie of the Mammalia. — London, 1885.
- FLOWER W.-H. et H. GADOW. — Einleitung in die Osteologie des Säugetierte. — Leipzig, 1888.
- FOLET. — Un appareil hyoïdien ossifié. — *Bul. Méd. Nord-France*, 1861.
- FOOTE E. — The extrabranchial cartilages of the Elasmobranches. — *An. Anz.*, V. 13. — 1895.
- FOX M. — The pharyngeal pouches and their derivatives in the Mammalian. — *Amér., J. of Anat.*, V. 8. — 1908.
- FRANCIS E.-T. — A case of abnormal hyobranchial skeleton of Salamandra maculosa. — *J. of Anat.*, V. 65. — 1930-32.
- FRASER. — On the devel. of the ossicula auditus in the higher Mammalia. — *Phil. Transact.*, V. 173. — 1882.
- FUCHS H. — Bemerkungen über Kerkunft u. Entw. der Gehörknöchelchen beim Kaninschen-embryonen. — *Arch. f. Anat. und Entw. Suppl.* 1905.
- FUCHS H. — Über die Entw. des Operculum bei der Urodelen und Distelidium (Columella auris) einiger Reptilien. — *Verh. — Anat. Gesels.* — Würzburg, 1907.
- FUCHS H. — Über das Hyobanchial-Skelet von Emys lutaria und seine Entw. — *An. Anz.*, V. 31. — 1907.
- FUCHS H. — Über Knorpelbildungen in Deckknoken nebst Kiefer und Kiefergelenk der Wirbeltiere. — *Arch. f. Anat. u. Phys. Ab. Anat.* — 1909.
- FUCHS H. — Über das Os parahyoïdeus der Anuren und der Crossopterygier nebst Bemerkungen über phylogenetische Wanderungen der Haut und Deckknochens. Ein Beitrage zur vergleichenden Anat. des Splanchnocranium. — *Morph. Jahrb.*, V. 63. — 1920.
- FUKUDA Y. — Zur Morphologie u. Entw. des Hyobranchial-skelettes von Megalobatrachus. — *F. Anat. Japon*, V. 6. — 1927.
- FUKUDA Y. — Die Veranderugen des Hyobranchialskelitte von Onychodactylus japonicus bei der Metamorphose. — *Folia Anat. Japonica*, V. 9. — 1930.
- FURBRINGER K. — Beitrage sur Kentnnis des Visceralskelette des Selachiers. — *Morph. Jahrb.*, V. 31. — 1903.

- FURBRINGER M. — Über die mit Visceralskelett verbundenen Spinalen Muskeln bei Selachiern. — *Jena Zeitsch.*, V. 30. — 1896.
- FURBRINGER M. — Zur Frage der Abstammung der Säugetier. — *Haeckel's Festschr.* — 1904.
- FURBRINGER M. — Das Zungenbein der Wirbeltiere insbes der Reptilien und Vögel. Nachgelassene untersuchungen. — *Abh. Heidelberg Akad. Wiss. Math. Nat.* — 1912.
- FURBRINGER M. — Über das Zungenbein der Reptilien. — *Bydragen tot die derkunde*, V. 21. — 1919.
- FURBRINGER M. — Das Zungenbein der Wirbeltiere. — *Braus H. Abhandlung der heidelberg. Akad. Wiss. Berlin und Leipzig.* — 1922.
- FURBRINGER P. — Die Muskel des Kopfskelette der *Myxine glutinosa* unter specielle Würdigung der Kaufunction. — *Inaug. Diss. Jena.* — 1874.
- GADOW H. — Visceral Arches with especial reference to the Homologies of the Auditory ossicles. — *Phil. Trans.* — 1886.
- GADOW H. et SELENKA E. — Aves. In *Bronn's Tier.* Reich Leipzig. — 1891.
- GADOW H. — Evolution of auditory Ossicles. — *An. Anz.*, V. 19. — 1901.
- GANDOLFI H. — Die Zunge der Agamida und Iguanida. — *Zool. Anz.*, V. 32. — 1908.
- GARCIN. — Appareil hyoïdien complètement ossifié. — *S. de Radio-Méd.-France.* — 1921.
- GARROD A.-H. — Hyoïd of *Elephas Indicus*. — *Proc. Zool. S. London.* — 1875.
- GAUME. — Présentation d'une pièce d'app. hyoïdien complet chez l'homme. Précision sur ses rapports. — *Ann. d'Anat. Path.*, t. 3. — 1926.
- GAUPP E. — Ontogenie, Phylogenie der Schalleintenden apparates. — *Erg. Anat. u. Phys.*, V. 8. — 1899.
- GAUPP E. — Alte probleme und neuere Arbeiten über der Wirbeltierschädel. — *Ergeb. der Anat. u. Entw.*, V. 10. — 1900.
- GAUPP E. — Über den Muskel-mécanism bei den Bewegungen der Froschzunge. — *An. Anz.*, V. 19. — 1901.
- GAUPP E. — Die Entw. des Kopfskelettes. Hertwig Handbuch des verg. und exp. Entw. der Wirbeltiere. — 1905.
- GAUPP E. — Die Nicht-homologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreiche. — *Ass. Anat. Genève.* — 1905.
- GAUPP E. — Das Hyobranchialskelett der Wirbeltiere. — *Ergb. Anat. u. Entw.*, V. 14. — 1905.
- GAUPP E. — Beitrage sur Kenntniss der Unterkiefers der Wilbeltiere. — *An Anz.*, V. 39. — 1911.
- GAUPP E. — Die Reichertsche theorie. — *Arch. Anat. u. Phys. Ab. Anat.* — 1913.
- GASKELL W.-H. — The origine of the cartilaginous skeleton of vertebrates. — *J. of Anat.*, V. 32. — 1889.
- GAZAGNAIRE Ch. — Etude des osselets de l'oreille moyenne chez *Rana temporaria*. — *C. R. S. Biol.*, V. 110. — 1932.
- GEGENBAUR C. — Untersuchungen in dem Kopfskelett der Salachier. — Leipzig. — 1872.

- GEGENBAUR C. — Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. — 1874-1898.
- GEGENBAUR C. — Beiträge zur Morphologie des Zunge. — *Morph. Jahrb.*, V. 11. — 1886.
- GEGENBAUR C. — Zur Phylogeneze der Zunge. — *Morph. Jahrb.*, V. 21. — 1894.
- GEGENBAUR C. — Gesammelte Adhandlungen. Unterzungen der. Prosimien, t. 3. — 1912.
- GEOFFROY SAINT-HILIAIRE. — Anat. phylos. des organes respirat. — Paris, 1830.
- GEOFFROY SAINT-HILIAIRE. — Observ. sur la concordance des parties de l'Hyoïde dans les quatre classes des vertébrés. — *Nouvelles Anaes Muséum*, t. 1. — 1832.
- GEORGE M. — Monographie anatomique des Mammifères du genre Daman. — *Bid. Ecole Hautes-Etudes. Sect. Sc. Nat.*, t. 13. — 1875.
- GERHARDT. — Kiemenenw. bei Anuren und Urodelen. — *Zool. Jahrb.*, V. 55. — 1832.
- GIBIAN A. — Hyobranchialskelett des Haie. — *Morph. Jahrb.*, V. 26. — 1898. — V. 28. — 1899.
- GIBIAN. — Beiträge sur Kentniss des Hyobranchialskelettes des Haie. Eine vergleichenden embryologische Untersuchngen. — *Morph. Jahrb.*, V. 45. — 1912.
- GIEBEL C. — Die Zunge der Vögel und irhe Gerüst. — *Zeitsch der Gesamt Nat. Wiss.*, V. II. — 1858.
- GILSON. — Manuel d'osteologie descriptive et comparative. — Fas. I. — 1903.
- GNANAMUTHU C.-P. — The Anat. and Mechanisme of the Tongue of Chameleon carcaratus (Merrem). — *Proc. zool. S.* — 1930.
- GOEPPERT E. — Der Kehlkopf des Amphibien u. Reptilien. — *Morph. Jahrb.*, V. 26, 1898 et V. 28, 1899.
- GOEPPERT E. — Die Bedeutung der Zunge fur den Sekundäre Gaumen und Ductus nasopharyngeus. Beobact. am. Rept. und Vögeln. — *Ibid.* V. 31. — 1903.
- GOEPPERT E. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopes und seiner Ungebund mit besonderen Berücksichtigung der Monotremen. — *Semons. Zool. Forchungr.*, V. 3. — 1901.
- GOETTE A. — Über die Entw. von Petromyzon fluviatilis. — *Vorl. Mitt. Zool. Anat.*, V. 2. — 1888.
- GOETTE A. — Über die Ursprung der Lungen. — *Zool. Jahrb.*, V. 21. — 1905.
- GOETTE A. — Über die Kiemen der Fische. — *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, V. 69. — 1911.
- GOLDBY F. — Developp. of Columella auris in Crocodiles. — *J. of Anat.*, V. 59. — 1925.
- GOODEY T. — Skel. Anat. of Chlamydoselachus. — *Pr. Z. Soc. London.* — 1910.
- GOODRICH E.-S. — Vertebrata craniata. — Treatise on Zoology, London, 1909.
- GOODRICH E.-S. — Chorda tympani and middle ear in Reptiles. — *Quart. J. Mic. Sc.*, V. 61. — 1915.
- GOODRICH E.-S. — Structur and developpement of Vertebrates. — Londres, 1930.

- GORS. — Beiträge zur Entw. der Zunge weisser Maus. — *Diss. Med. Greifswald* — 1914.
- GOTTE. — Beiträge und vergleichenden Morphol. des Skelettsystem des Wirbeltiere. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, V. 15. — 1878.
- GRADENIGO G. — Die embryonale Anlage des Mittelohres; die morphologische Bedeutung der Gehörknoch. — *Mitt. Embry. Inst. Wien.* — 1887.
- GRANEL F. — La pseudobranchie des poissons. — *Th. de Sciences*, Paris, 1927.
- GRATIOLET. — *Anat. de l'Hippopotame*, Paris, 1867.
- GRÉGOIRE R. — L'appareil hyoïdien de l'homme (Phylogénie et Ontogénie). — *J. Anat. et Physiol.* — 1909.
- GREGORY W. — Relations of anterior visceral arches to chondrocranium. — *Biolog. Bull.*, V. 4. — 1907.
- GREGORY W. — Present status of the problem of the origine of Tetrapoda. — *New-York, Acad. Annals.*, V. 26. — 1915.
- GREIL A. — Über die Entstehung dem Kiemenderivate von *Ceratodus Forstéri*. — *Verhand. Anat. Gessels.* — 1906.
- GREIL A. — Über die Homologie der Anamnierkiemen. — *An. Anz.*, V. 28. — 1906.
- GRESCHIK E. — Morph. Studien an der Zunge einiger Tagraubvögel aus den Gattungen *Accipiter*, *Buteo* et *Arcus*. — *Anat. Hist. Nat. Museum Nation. Ungar.* V. 25. — 1928.
- GROSSER O. — Die Entw. des Kiemendarms. — In Keibel et Mall 1910.
- GROSSER O. — Zur Entw. des Worderdarmes menschlicher embryonen bis 5 mm. grössterlänge. — *Stiz. d. K. K. Akad. Wiss. Math. Phys. Wien*, V. 120. — 1911.
- GRUBER. — Über enorm. lange Processus stiloides der Schläfenbeine. — *Virchow, Arch.* — 1870.
- GURLT. — Handbuch der vergleich. Anatomie des Haussegetier. — Berlin.
- HAGEN. — Die Bildung des Knorpelskelets beim Menschlichenembryonen. — *Arch. f. Anat. u. Entw.* — 1900.
- HALLER A. — *Icones anatomicae*. — *Gottingae*. — 1743.
- HALLER A. — Vergleich. Anatomie. — *Jena*. — 1902.
- HALLER G. — Das Mundskelett der Wirbeltiere. — *Morph. Jahrb.*, V. 56. — 1926.
- HAMMAR J.-A. — Studien u. die Entw. des Vorderdarms u. einiger angrenzenden organe. Allgemeine Morphologie des Schlundspalten beim Menschen. Entwicklung des Mittelohrraumes u. des ausseren Gehörganges. — *Arch. Mikr. Anat.*, V. 59. — 1902.
- HARBURGER A. — Etude anat. cliniq. et radiol. de l'app. Hyoïdien normal et anormal chez l'homme. — *Arch. Internat. Laryng.*, V. 2. — 1925.
- HARTOG M. — Sur le mécanisme de la propulsion de la langue chez les Amphibiens. — *Ac. Sc. Paris*, V. 132. — 1901.
- HAWKES O. — Vestigial sixth branchial arch in *Heterodontidae*. — *J. of Anat.*, V. 40. — 1905.
- HAY O. — The skeletal anatomy of *Amphiuma* during its earlier stages. — *J. of Morphol.*, V. 4. — 1890.

- HEGESCHWEILER. — Die embrional Entw. des Steigbugels. — *Arch. Anat. u. Entw.* — 1898.
- HENKEL K.-O. — Das primordial Kanium des Halbaffen (Prosimiens) und die Abstammung der höheren Primaten. — *Verhandl. Anat. Ges.* — 1927.
- HENKEL K.-O. — Das primordial Kanium von Tupaja und der Ursprung der Primaten. — *Zeitsch. Ges. Anat.* — 1928.
- HENKEL K.-O. — Die Entw. des Schädels von Galeopithecus temmincki (Waterh). — *Morph. Jahrb.*, V. 62. — 1929.
- HENNEGUY L.-F. — Recherches sur le développement des poissons osseux. Embryogénie de la Truite. — *J. de l'Anat.* — 1888.
- HERTWIG O. — Handbuch der vergleich. und experimentellen Entw. der Wirbeltiere. — Jena, 1906.
- HESSER C. — Beitrag zur Kenntniss des Gelenkentwicklung beim Menschen. — *Morphol. Jahrb.*, V. 55. — 1926.
- HEUSER Ch. — Human embryo with 14 pairs of somite. — *Contr. Embr. Carneg. Inst.*, V. 32. — 1930.
- HILTON W.-A. — The Hyobranchial apparatus of Typhlotriton speloeus. — *Biol. Bull. Woods Hale*, V. 16. — 1909.
- HIS. — Schlundspalten u. Thymusanlagen. — *Arch. Anat. u. Phys.* — 1889. —
- HOFFMANN C.-K. — Reptilien. — In *Bronn's Tierreich*. — Leipzig, 1870.
- HOFFMANN C.-K. — Ontw. v. h. Gehoororgaan b. d. Reptilien. — *Natuurk. Verh. Kon. Ac. Amsterdam*, V. 28. — 1889.
- HOFFMANN C.-K. — Das Hyobranchialskelett von Salamandra maculosa, besonders einer Ca Cl 2 Larve. — *An. Anz.* 56. — 1923.
- HOLLAND W. — The Hyoid Bone in Mastodon americanus. — *Am. Carneg. Mus.*, V. 3. — 1905.
- HOSFORD C. — On the hyobranchial skeleton of Squalus Acanthias. — *Anat. Rec.*, V. 18. — 1920.
- HOUPERT L. — Rech. sur la muscul. de la langue chez les Mammifères. — *Arch. d'Anat. Hist. Emb.*, V. 8. — 1928.
- HOWES G. — On some points in the anat. of the Porpoise (Phocoena communis). — *J. of Anat. Phys.* — 1880.
- HOWES G. — On the mammalian Hyoid with special reference to that Lepus, Hyrax and Choelepus. — *J. of Anat. and Ph.*, V. 30 NS V. 10. — 1896.
- HOWES and SWINNERTON H.-H. — On the Devel of the skeleton of the Tuatare. — *Trans. Zool. S. London*, V. 16. — 1901.
- HOWES and SWINNERTON H.-H. — Developpement of skeleton of Sphenodon. — *Trans. Zool. S. London*, V. 16. — 1901.
- HUBRECHT A. — Beiträge z. Kenntniss des Kopfskelette d. Holocephalen. — *Nieder. Arch. f. Zool.*, V. 3. — 1877.
- HUMPHRY. — Treatise of the human skeleton. — Cambridge, 1858.
- HUXLEY T.-H. — Malleus and Incus of Mammalia and other vertebrates. — *Proc. Zool. S.* — 1869.
- HUXLEY T.-H. — On the structure of the skull of Menobranchus latéralis. — *Id.*, 1894.

- HUXLEY T. — On *Ceratodus forsteri*. — *Proc. Zool. London*. — 1876.
Proc. Zool. Soc. London. — 1894.
- HYRTL J. — *Cryptobranchus japonicus*. — *Vindobonae*, 1865.
- IWANZOOF N. — Der Scaphirhynchus. — *B. Soc. Natur. Moscou*. — 1887.
- JACOBSSHAGEN. — Die Homologie des Wilbertierskiemen. — *Jenaische Zeitschrift*
Bd. 57.
- JACOBY M. — Ein Beitrag zur Kenntniss des menschlichen Primordialcranium. —
Arch. f. Mikr. Anat., V. 44. — 1895.
- JACQUET M. — Recherches sur l'*Anat.* et l'Histoire du *Silurus Glanis*, *Protopterus*
ennectens, *Ceratodus Forsteri*, *Axolott*. — *Arch. des Sc. Méd.* — 1898.
- JAEKEL O. — Das Mundskelett der Wilbertier. — *Morphol. Jahrb.*, V. 55. — 1926.
- JENKINSON J.-M. — Developpement of Earbones in Mouse. — *J. Anat. a Phys.*,
V. 45. — 1911.
- JOLY et LAVOCAT. — Recherches historiques, nat. et paléont. sur la Girafe:
Camelopardalis giraffa. — *Strasbourg*, 1845.
- JOUFFRAY A. — Styloïde de longueur anormale. — *Arch. Int. Laryng.* — 1925.
- JULIN Ch. — Les deuxièmes fentes des poissons Cyclostomes sont-elles homolo-
gables respectivement à l'évent et à la fente hyobranchiale des Sélaciens ?
Bull. Ac. Roy. Belge., t. 13. — 1887.
- KALLIUS E. — Beitrage zur Entw. geschichte des Kehkopfes. — *An. Hefte*, V. 9.
— 1897.
- KALLIUS E. — Beitrage zur Entw. der Zunge I. T. (Amphidien und Reptilien). —
A. Hefte, V. 16. — 1901.
- KALLIUS E. — Id. Vögel, II. T. (*Anas boschas*). — *An Hefte*, V. 28, 1906 (*Melop-*
sitachus), V. 31, 1908.
- KALLIUS E. — Id. Säugetierte, III. T. — *Sus Scrofa*. *An Hefte*, V. 41. — 1910.
- KAMPEN P.-N. VON. — De Tympanalstreck van den zoogdierschedel. — *Inaug.*
Diss phil. Facul. Amsterdam. — 1904.
- KAMPEN P.-N. VON. — Die Tympanalgegend des Säugetierschädel. — *Morp. Jahrb.*,
V. 34. — 1905.
- KASTSCHENKO. — Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetierte.
— *Arch. f. mik. Anat.*, V. 30. — 1887.
- KATHARINIER L. — Anat. und Mécanismus der Zunge der Vermilinguier. — *Iéna*
Zeitsch., V. 22. — 1895.
- KEIBEL F. et MALL F.-P. — Manual of human Embryology. — 1910.
- KERR J. GRAHAM. — Normal plates of the developpement of *Lepidosiren paradoxa*
and *Protopterus annectens*. — *Keibel's Normentafeln Iéna*.
- KERR J. GRAHAM. — Texbuch of Embryology.
- KIAER J. — Dovntonian Fauna of Norway Anaspida. — *Vidensk-Skand. Nat.* —
1924.
- KILLIAN J.-G. — Zur vergleich Anat. u. Entw. Ohrmuskeln. — *Ann. Anz.*, V. 5.
— 1890.
- KINDRED J.-E. — The Chondrocranium of *Syngnathus fuscus*. — *J. of Morphol.*,
V. 35. — 1921.
- KINGSBURY B.-F. and REED H.-D. — Columella auris in Amphibia. — *Anat.*
Rec., 1908, et *J. of Morph.*, 1909.

- KINGSLEY J.-S. — The ossicula auditus. — *Tufts Collège Studies*. — 1900.
- KINGSLEY J.-S. — The vertebrate skeleton. — Philadelphia, 1925.
- KINGSLEY J.-S. and RUDDICKW. — Ossicula auditus and Mammalian ancestry. — *Amé. Natur.*, V. 33. — 1899.
- KLAAUW C. (Van). — Skelettstückchen und Sehne d. Muscul Stapes. — *Zeitsch f. Anat. u. Entw.*, V. 23. — 1869.
- KLAUW C. (Van). — Über das Skelettstückchen von Pauw u. der Verlauf der chorda tympani bei einiger Marsupialia. — *An. Anz.*, V. 57. — 1923.
- KLAAUW C. (Van). — Bau und Entw. geschichte des Gehörknöchelchen. — *Zeitsc. für ges. Anat.*, V. 25. — 1924.
- KOHLBRUGGE J. — Versuch einer Affen des Genus Hylobates. — 200 l. *Ergeb. Maz Weber Leiden*. — 1891.
- KOHLBRUGGE J. — Muskeln und periphere Nerven der Primaten. — *Verh. Königl. Akad. te Amsterdam*. — 1897.
- KOLLIKER. — Entw. geschichte des Menschen u. der höheren Thiere. — 2^e éd. — 1879.
- KOLLMANN. — Lehrbuch der Entw. des Menschen. — *Iéna*, 1898.
- KOLLMANN M. et PAPIN L. — Etudes sur les Lémuriens: le larynx et le pharynx. — *Ann. des Sciences natur. Zool.* — 1914.
- KOSTANECKI. — *Virch. Archiv*. Bd. 123. — 1891.
- KOTHE K. — Entw. Untersuchungen über Zungenbein und Ohrköchelchen der Anuren. — *Arch. Natur. Jahrb.*, V. 76. — 1910.
- KRAUSE. — Anatomische Varietäten. — Hannover, 1880.
- KRIVETSKY A. — Morphologie des éléments de l'arc hyoïde des Sélaciens (en Russe). — *J. Zool. Russ.*, V. 21. — 1917.
- KRYLE J.-J. — Anat. and diseases of the styloid apophysis. — *Ann. Oto-Rhino and Laryng.*, V. 18, p. 132.
- KUKENTHAL W. — Handbuch der Zoologie. — *Sauropsida*. — 1927.
- KUNKEL B.-W. — Zur Entw. geschichte und vergl. Morph. des Schildkrötenschädels. — *An. Anz.*, V. 39. — 1911.
- KUNKEL B.-W. — Developpement of Skull of Emys. — *J. of Morph.*, V. 23. — 1912.
- KUPFFER C. (Von). — Zur Kopfentw. von Bdellostoma. — *Sitzber. Ges. Morph. Munchen*, V. 15. — 1899.
- LAMEIRE A. — L'origine des Vertébrés. — *Bull. Soc. Biol. belgde de Microscopie*, V. 27. — 1891.
- LANKESTER E.-R. and WILLEY A. — Devel. of atrial chamber of Amphioxus. — *Quart. J. of Micr. Sc.*, V. 31. — 1890.
- LAUGIER. — Hyoïde. — *In dict. de Jaccoud*, V. 18.
- LAUX G. et CABANAC J. — App. Hyoïdien complet. — *Arch. Soc. S. Montpellier*. — 1929.
- LAVOCAT A. — Sur la Girafe. — *Mémoire de l'Ac. des Sc. de Toulouse*. Ser. 7, B. 10, Sér. 8, B. 11.
- LEBLANC E. — Etude Anat. du larynx du Dauphin. — *Bull. Inst. Océan. Monaco*. — 1914.

- LECHE W. und GIEBEL C. — Bronn's. — Klassen. — Abt V. Mammalia. — Leipzig. — 1900.
- LE DOUBLE. — Traité des variations des os du crâne de l'homme. — Paris. 1903.
- LEGROS R. — Développement de la cavité buccale chez l'Amphioxus. — *Arch. d'Anat. Micr.* — 1897 et 1898.
- LEIBER A. — Vergl. Anat. des Spechtzunge. — *Zoologica Stuttgart.* — 1907.
- LELIÈVRE Aug. et RETTERER Ed. — Variations de l'app. Hyoïdien des Mammifères. — *C. R. S. Biol.* — 1910.
- LEONHARDT G.-P. — A case of stylohyoid ossificat. — *Anat Record.*, V. 8. — 1914.
- LEUZZI F. — Una singulare articolazione tiro-ioidea. Descrizione e ricerche fetale e morfologiche. — *Boll. Soc. Naturali. Napoli.*, V. 18. — 1905.
- LEVI G. — Beiträge zum Studium der Entw. der knorpeligen primordial Cranium des Menschen. — *Arch. fur. Mikr Anat. u. Entw.*, V. 55. — 1900.
- LEVI G. — Beiträge zur Studium der Entw. des Knorpeligen Primordialcranium des Menschen. — *Ark. Mikr. Anat.*, V. 55. — 1900.
- LIESNER. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Kiemenspalten und ihrer Anlagen beim amnioten Wirbeltieren. — *Diss. Dorpat* 89.
- LIGNIÈRE. — Ancora sui derivati del secondo arco branchiale (cart. di Reichert) nel Homo adulto (Normali, pazzi, delinquenti). — *Arch. Anthro. Etno. Firenze.*, V. 86. — 1906.
- LIMBERGER R.-R. — Beitrag zur Darstellung des Knorpelschädels von Pferd. — *Morphol. Jahrb.*, V. 55. — 1926.
- LIPSCHUTZ. — L'importance clinique de l'ossif. du lig. Stylo-Hyoïdien. — *J. Am. Méd. Assoc.* — 1922.
- LITZELMANN E. — Visceral Apparat des Amphibian. — *Zeitschr. Anat. u. Entw.*, V. 67. — 1923.
- LUBOSCH W. — Über das Kiefergelenk der Monotremen. — *Jen. Zeitsc.*, V. 41. — 1906.
- LUBOSCH W. — Über den streptognathen Schädel: Caprimulgus. — *Morph. Jahrb.*, V. 63. — 1929.
- LUBOSCH W. — Kritische zur zwei neuen von H. Fuchs: über der Homologie der Kiefergelenkes. — *Morph. Jahrb.*, V. 70. — 1932.
- LUCAS F.-A. — The nomenclature of the hyoid in Birds. — *Science N. S.*, V. 9. — 1899.
- LUCCKE. — Practische Bedeutung des abnorme, langen und verbogen Processus styloïdes des Schlafenbein. — *Arch. fur Anat. u. Phys.*, VC. 51. — 1878.
- LUDWIG F. (Prinz. von Bayern). — Zur Anatomie der Zunge-Ein vergleichende Anat. Studien., München. — 1884.
- LUNDVALL. — Veiteres über Demonstration embryonale Skelettes. — *An. Anz.*, V. 28. — 1905.
- MAC BRIDGE E.-W. — The formation of the layers in Amphioxus and its bearing on the interpretation of the early ontogenic processus in the other Vertebrates. — *Quat. J. of Micr. Sc.*, V. 54. — 1909.
- MACKLIN Ch. — On the skull of a human foetus of 40 mm. — *Amér. J. Anat.*, V. 16. — 1914.

- MACKLIN Ch. — Contribution to Embryology. — *Carnegie Inst. of Washington*, V. 10. — 1920.
- MACKLIN Ch. — Preliminary note on the skull of a human foetus of 43 mm. greatest length. — *An. Rec.*, V. 22. — 1921.
- MAGNIEN L. — Anat. comparée de la corde du tympan des Oiseaux. — *C. R. de Sc. Paris*, V. 101. — 1885.
- MAKUSCHOCK M.-E. — Über genetische Beziehungen zwischen Schwimmblase und Lungen. — *An. Anz.* — 1913.
- MAKUSCHOCK M.-E. — Zur Frage über die phylogenetische Entw. der Lungen bei den Wilbertieren. — *An. Anz.*, V. 11. — 1914.
- MALL. — The branchial clefts of the Dog. — *Stud. of Johns Hopkins, Univ.*, V. 4.
- MARCUS H. — Beiträge zur Kenntniss der Gymnophionen. — *Arch. Mik. Anat. Entw.*, V. 71. — 1908.
- MARCUS H. — Gymnophionen. Entw. des Kopfes. — *Morph. Jahrb.*, V. 40. — 1910.
- MARSHALL W. — Über die Knöchernen Schädelhöcker der Vögel. — *Arch. Zool.*, V. 1. — 1873.
- MARTENS M. — Entw. d. Kehlkorpknorpel bei einige einheim. Anuren Amphibien. — *An. Heft.*, V. 28. — 1897.
- MARTIN P. — Lehrbuch der Anat. der Haustiere. — Stuttgart, V. 23. — 1912.
- MARTIN SAINT-ANGE J. — Recherches Anat. et Physiol. sur la métamorphose des Batraciens. — *Ann. des Sc. Nat.*, V. 24. — 1931.
- MAURER F. — Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundpalte-derivate bei Echinodermata. — *Iéna Denkschrift Semon's*, V. 6, 111. — 1899.
- MAURER F. — Die Entw. des Darmsystems, in Hertwigs Handb. der Entw. — Iéna, 1906.
- MAYER J. — Beschreibung des ganzen menschlichen Körpers., V. 3. — 1784.
- MECKEL J.-F. — Über die Zungenbein der Amphibien. — *Deuts. Arch. f. Phys.*, V. 4. — 1818.
- MECKEL J.-F. — System der vergleichender Anat., V. 4. — Halle, 1829.
- MEUNIER. — Ossif. de l'app. Hyoïdien. — *Bull. Soc. Ant.* — 1888.
- MEYER. — Complète unilatéral ossification of the stylohyoid-ligament with the presence of two joints. — *J. of Anat. a. Phys.*, V. 48. — 1913-1914.
- MILNÉ-EDWARDS. — Leçon sur l'Anat. et la Physiol. comparée. — V. 6, 1859.
- MINOT. — Human embryologie. — New-York, 1892.
- MITROPHANOV P. — Note sur la signification métamérique des n. craniens. — Congrès Internat. de Zool. de Moscou. — 1892.
- MITROPHANOV P. — Etudes embryologiques sur les Sélaciens. — *Arch. de Zool.* — 1893.
- MIVARD S.-Q. — On the hyoid bone of certain Parrots. — *Proc. Zool. S. London.* — 1895.
- MIYARVAKI SANICHI. — Die Entw. des Ohrkapsel und des schalleintenden Apparatus von *Hyla arborea japonica*. — *Fol. Anat. Japon.* — 1930.
- MOAD Ch.-S. — The chondrocranium of an Embryo pigs, *Sus scrofa*. — *Amér. J. of Anat.* — 1909.

- MOLLER W. — Entw. des Gehörknochelchen bei d. Kreuzotter. — *Arch. Mikr. Anat.*, V. 65. — 1905.
- MONTANE et BOURDELLE. — Anatomie régionale des animaux domestiques: cheval, porc, ruminants (bœuf, mouton, chèvre); petits mammifères (chien, chat, lapin). — *Paris*, 1913-17-20.
- MONTEIRO H.-B. — Deux cas d'ossif. de l'app. Hyoïdien. — *Annaes scientificos da faculdade de Med. do Porto*. Notas anatomicas Porto. — 1917.
- MONTEIRO H.-B. — Evolução do aparelho Hioïd. — *Annaes da Faculdade de Med. do Rio-de-Janeiro*. — Anno 1921.
- MONTEIRO H.-B. — Sur la nomenclature des pièces de l'app. Hyoïdien. — *C. R. S. Biol.* — 1923.
- MONTEIRO H.-B. — Sur l'origine de l'os hyoïde. — *C. R. S. Biol.* — 1926.
- MOREAU E. — Histoire naturelle des poissons de la France, V. 3, Paris, 1881.
- MOREAU E. — App. Hyoïdien, décelé par la radiographie. — *Ann. d'Anat. Path.* — 1927.
- MOROFF Th. — Über die Entw. der Kiemen bei Fischen. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, V. 64. — 1904.
- MUDGE G.-P. — Lingual morphol of Parrots. — *Proc. Zool. S. London*, V. 6. — 1901.
- MUJAWAKI S. — De Ohrkapsel u. der schlalleitenden Apparat von Hyla arborea japonica. — *Fol. Anat. Jap.*, V. 8.
- MULLER A. — Über die Entw. der Neunaugen. — *Müll. Anat.*, 56.
- MULLER A. — Notes sur le dével. des Lamproies. — *Anat. Soc. Nat. Zool.*, V. 5. — 1856.
- MULLER J.-V. — Anat. der Myzinoiden, der Cyclostomen mit durchborten Gaumen. — *Abh. Konig. Akad. Wiss. Berlin*. — 1834-36.
- MURIE J. — On the form and the structur of Monatee. — *Tr. of Zool. S. London*, V. 7. — 1870.
- MURIE and MIVART S.-G. — On the anatomy of the Lemuroïde. — *Trans. Zool. S. London*, V. 7. — 1868.
- MUTEL et ROUSSEAU. — Ossif. de l'app. Hyoïdien. — *Ann. Anat. Path.*, V. 3. — 1926.
- NEAL H.-V. — The developpment of the hypoglossus musculatur in Petromyon and Squalus. — *An. Anz.*, V. 13. — 1897.
- NEAL H. — Segmentation of Nervous system in Squalus Acanthias. — *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, V. 31. — 1898.
- NEUMAYER L. — Die Entw. des Kopfskelettes von Bdellostoma. — *Verth. Anat.* 24. — 1910.
- NEUMAYER L. — Die Entw. des Darms von Acipenser. — *Acta Zoolog.* — 1930.
- NEUMAYER L. — Zur Vergleichenden Anat. des Kopfskelettes von Petromyzon planeri und Myxina glutinosa. — *Sitzb. Morp. Phy.*, V. 13, Munchen.
- NICOLAS A. — Considération sur l'app. Hyoïdien de l'homme et ses anomalies (A propos d'un cas d'ossif. de la chaîne hyoïdienne. — *Rev. Biol. du N. de la France*, Année 1888-1889.
- NICOLAS A. — Recherches sur le dével. de quelques éléments du larynx humain. — *Bib. Anat.* 1894.

- NICOLAS A. — Nouvelles recherches sur les glandes parathyroïdiennes. — *Bib. Anat.*, 1897.
- NIERSTRASZ H.-F. — Die Atmungs-organe. Vergl. Anat. der Wirbeltiere. — Springer, 1927.
- NIKULJUKIN. — Die Entw. der Kiemen bei Cobitis toenia. — *An. Anz.* — 193.
- NOACK. — Entw. des Mittelohren von Emys. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, V. 69. — 1907.
- NUHN. — Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie, V. 1. — 1878.
- NUSSBAUM J. — U. Markowski. Zur vergleich. Anat. der Stutsorgane in der Zunge der Säugetiere. — *An. Anz.*, V. 12. — 1896.
- NUSSBAUM J. — Weitere Studien über die vergleich. Anat. u. Phylogénie der Zungenstützorgane der Säugetiere. — *An. Anz.*, V. 13. — 1897.
- OKAJIMA K. — Über das Hyobranchialskelett von Onychodactylus. — *An. Anz.*, V. 34. — 1901.
- OKAJIMA K. — Entw. den Gehörknöchelchen beim den Schlangen. — *Anat. Heft.*, V. 53. — 1915.
- OKAJIMA K. — Zur Anatomie des Hyobranchialskelett bei den Onychodactylus larven. — *F. Anat. Jap.*, V. 1. — 1932.
- OLIVIER E. — Quatre nouveaux cas d'app. Hyoïdien complets. — *C. R. Ass. Nat.* — 1921.
- OLIVIER E. — L'appareil Hyoïdien. Son ossification complète chez l'homme. — Arnette, Paris, 1923.
- OLLIVIER. — Hyoïde (in-dictionnaire Dechambre, 1837).
- OPPEL A. — Über die Zungen der Monotremen, einiger Marsupialer und von Manis japonica. — *Semons Zool. Forschungsreise in Austral*, V. 4, Ienaische. — 1899.
- OSAWA G. — Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, V. 51. — 1898.
- OWEN R. — On the anatomy of the great Anteater. — *Trans. Zool. S.*, V. 4. — 1854.
- OWEN R. — Principe d'ostéologie comparée. — Paris, 1855.
- OWEN R. — Note on the Anatomy of the Nubian Giraffe. — *Trans. Zool. S.*, V. 1.
- OWEN R. — Comp. Anat. and Phylogeny of vertebrates. — T. 8, London, 1868.
- PALMER W. — Lower Jaw and Ear Ossicles of foetal Perameles. — *An. Anz.*, V. 43. — 1913.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the skull in the Ostrich-tribe. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 156. — 1866.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Common Fowl. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 159. — 1869.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Frog. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 161. — 1871.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Salmo. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 163. — 1874.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Pig. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 164. — 1874.

- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Batrachia. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 166. — 1876.
- PARKER W.-K. — On the structure and dev. of the birds skull. — *Trans Linnean Society*, V. 1. — 1876.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Sharks and Skates. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 168. — 1878.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Common lizard. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 170. — 1879.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Green Turtle: Voy. du Challenger. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 170. — 1880.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Urodeles. — *Trans. Zool. S. London*, V. 11. — 1880.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Batrachia. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 172. — 1881.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Sturgeons. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 173. — 1882.
- PARKER W.-K. — On the structure and development on the *Lepidosteus osseus*. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 173. — 1882.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Marsipobranchiata. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 174. — 1883.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Crocodiles. — *Trans. Zool. R. S. London*, V. 11. — 1883.
- PARKER W.-K. — On the structure and development of the Mammalia Edentata. — *Phil. Trans. R. S. London*, V. 176. — 1886.
- PARKER W.-K. — On the structure and developpment of the skull in the Lacer-tilia. — *Id.*, V. 170. — 1886.
- PARSONS F.-G. — The topographie Morphology of the Human Hyoid-Bone. — *J. of Anat. a. Pfhys. London*, V. 43. — 1908.
- PETER K. — Entw. des Schädels von *Ichthyophys glutinosus*. — *Morph. Jahrb.*, V. 25. — 1896-98.
- PERRIER Ed. — *Traité de Zoologie*. — Masson, 1932.
- PEYER B. — Entw. der Schädel-skelette von *Vipera*. — *Morph. Jahrb.*, V. 44. — 1912.
- PIERSOL. — Über die Entw. der embryonale Schlundspalten u. ihre derivaten beim Säugetieren. — *Zeits-Wiss. Zool.*, V. 47 (1888).
- PIPER H. — Ein menschlicher Embryo von 6,8 mm. Nackenlinie. — *Arch. Anat. u. Phys.* — 1900.
- PIRES DE LIMA J. et MONTEIRO H. — Aparelho branchial a suas pertbarçoes evolu-tas. — *Arq. Anat. e anthropol. Lisboa*, V. 8. — 1923.
- PLAT J. — Ectodermic origin of the cartilages of the head. — *An. Anz.*, V. 8. — 1893.

- PLATT J. — The devel. of the cartilaginous skull and hypoglossal musculatur in Necturus. — *Morph. Jahrb.*, V. 25. — 1897.
- POIRIER et MEUNIER. — Ossif. de l'app. Hyoïdien. — *Bull. S. Anat.* — 1887.
- POLITZER. — Über den processus Styloïdeus. Beitrage zur Anat. u. Physiol. — *Zeitschrift für Carl Ludwig.* — Heft 1, Leipzig, 1875.
- POLLARD. — The oral cirri of Siluroids and the origine of the head of vertebrates. — *Morphol. Jahrb.*, V. 8. — 1878.
- POLLARD. — On the anatomy and phylogenetic position of Polypterus. — *An. Anz.*, V. 6. — 1891.
- POLLARD H.-B. — Über Labialknorpel. *Verhand. Anat. Ges.* — Basel, 1895.
- POLLARD. — The suspension of the jaw in Fish. — *Anat. Anz.*, V. 10. — 1895.
- POUCHET. — Mémoire sur le grand Fourmillier (*Myrmecophaga Jubata*). — 1867.
- POUCHET G. — Du développement du squelette des Poissons osseux. — *Jour. Anat.*, V. 11, 1875 ; V. 14, 1878.
- POUGET. — Ossificat. du ligament Stylo-Hyoïdien. — *G. Hebd. des S. Méd. de Bordeaux.* — 1910.
- PRENANT. — Contribution à l'étude du dévelop. organique et histol. des dérivés branchiaux. — *C. R. S. Biol.*, V. 19. — 1896.
- PRICE G. — Some points in the dev. of a Myxinoid (*Bdellestoma stouti*). — *Verhandl. Anat. Gesells.* — 1896.
- PYCRAFT W.-P. — Contribution of the osteology of the Birds. — *Proc. of Zool. Sc. London.* — 1898-99.
- RABINERSON A. — Zur Kenntnis der vorderen Metameren des Hyobranchiaskelett d. Selachier. — *An. Anz.*, V. 60. — 1925.
- RABL. — Zur Bildungsgeschichte des Halses. — *Prag. Med. Wochensch.* — 1886-87.
- RAMBAUD et A. RENAULT. — Origine et développement des os. — Paris, 1864.
- RATHKE H. — Anat. philosophische Untersuchungen über der Kiemenapparat und der Zunge bei der Wirbeltiere. — *Riga und Dorpat.* — 1832.
- RAUBER. — Lehrbuch der Anat. der Menschen, V. 1. — 1902.
- REED D.-H. — Sound transmitting apparatus in Necturus. — *An Rec.*, V. 9. — 1915.
- REED H.-D. — Morph. of Sound transmitting apparatus in caudate Amphibia. — *J. of Morph.*, V. 33. — 1920.
- REICHERT. — Über die Visceralbogen der Wirbeltiere. — *Arch. f. Anat. u. Phys.* — 1837.
- RETERRER E. — Sur un cas d'app. Hyoïdien ossifié. — *C. R. S. Biol.* — 1886.
- RETERRER E. — Sur la constitution intime et les connexions des différents segments de l'app. Hyoïdien ossifié chez l'homme. — *C. R. S. Biol.* — 1886.
- RETERRER E. — Signification des anomalies de l'app. Hyodien. — *Ac. de Méd.*, 1910, et *J. Anat. Phys.*, 1910.
- RETERRER E. — Evolution et constitution de l'app. Hyoidien de l'homme. — *C. R. S. Biol.* — 1910.

- RETERRER E. et LELIÈVRE A. — Connexions et développement de l'app. Hyoïdien du chien. — *C. R. S. Biol.*, V. 68. — 1910.
- RETZIUS G. — Über die Entw. der Myxina glutinosa. — *Biol. Fören. Farch.*, V. 1, stock. — 1888.
- RIBET et LAGROT. — App. Hyoïdien complet et m. Stylo-Hyoïdien profond. — *Ann. Anat. Path.* — 1926.
- RICE E.-M. — Development of Skull in Skink — *Eumeus. J. of Morph.*, V. 34. — 1920.
- RICHARDSON C.-M. — Elongated Styloid-process. — *Trans. Amer. Laryng. Assoc.* — 1909.
- RIDEWOOD W. — Note on the entobranchial cartilages of Elasmobranches. — *An. Anz.*, V. 13. — 1897.
- RIDEWOOD W. — On the hyoid. Arch. of. Ceratodus. — *Proc. Zool. Sc. London.* — 1894.
- RIDEWOOD W. — On the larval hyobranchial skeleton of the Anurous Batrachian. — *Journal of the Linn. Soc. Zool.*, V. 26. — 1898.
- RIESE H. — Beitrage sur Anatomie des Tylotriton verrucosus. — *Zool. Jahrb.*, V. 5. — 1891.
- ROGOLEBSKY S. — Morph. des Hyoidapparat bei der Amphibien. — *Rusky. Zool.* — 1926.
- ROMITI. — Di alcuna varieta ossei. — *Gion. Intern. della Soc. Meddichi*, V. 2. — 1880.
- ROMITI. — Trattato di anatomia dell'Uomo.
- ROULE L. — L'Anat. comparée des animaux basée sur l'Embryologie. — Tome II, Paris, Masson, 1898.
- ROUVIÈRE H. — Etude sur le développement phylogénique de certains muscles sus-hyoïdiens. — *J. de l'Anat. et de la Phys.* — 1906.
- ROUVIÈRE H. — Traité d'Anatomie humaine. — 3^e édition, Paris, 1932.
- RUGE G. — Über die peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren.
- RUGE G. — Das Knorpelskelet des ausseren Ohres der Monotremen, ein Dérvat des Hyobdogens. — *Morph. Jahrb.*, V. 25. — 1897.
— *Festsch. fur. Gegenbaur*, V. 3. — 1897.
- SALENSKY N. — Beitrage zur Entw. geschichte der knorpeligen Gehörkn, bei-Säugetiere. — *Morph. Jahrb.*, V. 6. — 1880.
- SAPPEY Ph. — Traité d'Anatomie descriptive. — 4^e édit., 1888.
- SCHACHUNJANZ R. — Die Entw. des visceral Skelett bei Amphibia anura in Moment der Metamorphose. — *Russki, Zool. Zurn*, V. 6. — 1926.
- SCHAFER J. — Über die knorpeligen Skelett von Ammocetes branchialis. *Zeits, fur Wiss.* — *Zool.*, V. 61. — 1896.
- SCHAFER J. — Die Verknöcherung der Unterkiefer und die Metaplasiefrage. — *Arch. f. Mikr. Anat.* — 1904.
- SCHAUINSLAND H. — Entw. und Anat. der Wirbeltiere: Sphenodon, Chamoeleo, Callorhynchus. — *Zoologica, Leipzig*, V. 16. — 1903.

- SCHMALHAUSEN J. — Der Suspensorialapparat der Fische u. das Problem, der Gehörknöchelchen. — *An. Anz.*, V. 56. — 1923.
- SCHMALHAUSEN J. — Autostylie der Dipnoi. — *An. Anz.*, V. 56. — 1923.
- SCHMALTZ R. — Anatomie des Pferdes. — Berlin, 1919.
- SCHMID H. — Beiträge zur Entw. geschichte der Stapes. — *An. Anz.*, V. 66. — 1928.
- SCHMIDT V. — Über die Entw. der Kehlkopfes und der Luftröhre bei Reptilien. — *Anat. Hefte*, V. 48. — 1913.
- SCHNEIDER A. — Developpmental-history of Petromyzon. — *An. Mag. Nat. Hist.*, Sect. 4, V. 11. — 1873.
- SCHULTZE M. — Die Entw. Petromyzon planèri. — *C. R. As. Sciences.* — Paris. V. 42, 1856.
- SCHULTZE M. — Grundniss der Entw. des Menschen. — 1897.
- SEBILEAU P. et GIBERT. — App. hyoïdien de l'Homme. — *Bull. S. Anat.* — 1901.
- SERRENO. — Tratado de osteologia humana. — Lisboa, 1895.
- SEWERTZOFF A. — Zur Entw. des Wirbeltierschädels. — *An. Anz.*, V. 13. — 1897.
- SEWERTZOFF A. — Zur Entw. des Ceratodus forsteri. — *An. Anz.*, V. 21. — 1902.
- SEWERTZOFF A.-M. Die Kiemenbogen der Fische. — *An. Anz.*, V. 38. — 1911.
- SEWERTZOFF A.-M. — Etude sur l'évolution des vertébrés inférieurs:
 1° Morphologie du squelette et de la musculature de la tête des Cyclostomes. — *Arch. Russes d'Anat. Hist. Embry.*, V. 1. — 1916.
 2° Organes des Ancêtres des Vertébrés actuels. — *Arch. Russes d'Anat. Hist. Embry.*, V. 1. — 1916.
- SEWERTZOFF A.-M. — Die Entw. der Kiemen und der Kiemen-bogengefäße der Fische. — *Zeitsch. f. Wiss. Zool.* — 1923.
- SEWERTZOFF A.-M. — Die morphologie des Visceralapparates des Elasmobranchier. — *An. Anz.*, V. 56 et V. 58. — 1923-24.
- SEWERTZOFF A.-M. — Studien on the bony skull of fishes. — *Quart. J. of Micr.* V. 70. — 1926.
- SEWERTZOFF A.-M. — Der Ursprung der Quadrupeda. — *Paläont. Zeitsch.*, V. 8. — 1926.
- SEWERTZOFF A.-M. — Structure primitive de l'app. viscéral des Elasmobranches. — *Publ. de la St. Zool. Naples*, V. 8. — 1927.
- SEWERTZOFF A.-M. — The head skeleton and muscles of Acipenser ruthenus. — *Acta Zool.*, V. 9. — 1928.
- SEWERTZOFF A.-M. — Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. — Iéna, 1931.
- SHANER H.-F. — Dev. of the skull of Turtle. — *An. Rec.*, V. 32. — 1925.
- SHUNO K. — Chondrocranium von Crocodiles. — *An. Anz.*, V. 46. — 1914.
- SIEBENROCK T. — Über der Bau und die Entw. des Zungenbein des Schildkröten. — *Ann. des K.K. Naturales Hofmuseum Wien*, V. 13. — 1898.
- SIEBOLD (Von). — Observationes quaedam Salamandris et Tritonibus. — *In Dis.* — 1828.
- SISSON S. — The Anatomy of the domestic Animals. — *Philadelphie and London.* — 1921.

- SMITH G. — The Middle ear and Columella of Birds. — *Quart. J. Mic. Sc.*, V. 48. — 1904.
- SMITH L.-W. — Columella auris in Chrysemis. — *An. Anz.*, V. 46. — 1914.
- SMITH L. — The hyobranchiale Apparatus of Spelerpes bislineatus. — *J. of Morph.* V. 33. — 1920.
- SMITH-WOODWART. — Catal. of fossile fishes of the British Muséum. — London, 1889.
- SOLER L. — Über der Bau und Entw. des Kehkopfs bei Krokodiliern (Caïman) und Marsupialiern (Didelphus). — *Morph. Jahrb.*, V. 68. — 1931.
- SCOTT W.-B. — Vorläufige Mitteilungen über die Entw. geschichte der Petromyzon. — *Zool. Anz.*, V. 3. — 1880.
- SOULIE A. — Recherches sur le dévelop. du larynx chez la Taupe. — *J. Anat. et Phys.*, V. 45. — 1909.
- SOULIÉ et BONNE. — Sur les premiers stades du développement du larynx. — *C. R. Ass. Anat.* — 1907.
- SOULIÉ et VERDUN. — Sur le dévelop. de la Thyroïde, du Thymus et des glandes parathyroïdes chez le Lapin et la Taupe. — *J. Anat. et Phys.* — 1897.
- SPEE (Von). — Kopf in Bardeleben's Handbuch der Anat. Skelett., V. 11.
- STADMULLER F. — Varianten in Mittelöhrgebiet bei Bombinator. — *Morph. Jahrb.*, V. 68. — 1931.
- STANNIUS H. — Lehrbuch der vergleich. Anat. der Wirbeltieren. — Berlin, 1846.
- STENSIO E. — Downtonian and Devonian Vertebrates. I. Cephalaspidæ. — *Norsk. Videns. Akad. Oslo.* — 1927.
- STOHR Ph. — Zur Entw. des Urodelenschädels. — *Zeits. f. Wiss. Zool.*, V. 33. — 1879.
- STOHR Ph. — Zur Entw. geschichte des Kopfskelets de Teleostier. *Festsch.* — Würzburg, Leipzig. — 1882.
- STRONG A.-B. — The structure and homologies of the cranial nerves of the Amphibia (as determined by their peripher. distribution and internal origine). — *Zool. Anz.*, V. 13. — 1890.
- SUSHKIN. — Sur la morphologie du squelette des Oiseaux. Nouveaux mémoires. — *Soc. Imp. des Natural. de Moscou*, V. 16. — 1899.
- SUSHKIN P. — Mandibular and hyoid arch in early Tetrapod. — *Paléont. Zeitschr.*, V. 8. — 1927.
- SUSSDORF M. — Lehrbuch der Anat. der Haustiere. — Stuttgart, 1875.
- TANZER E. — Untersuchungen am Kehkopf von Equidem u. Equidenkreuzungen. — *Zeitf. der Gesamte. Anat.* — 1927-28.
- TARAPINI H. — Zur Entw. geschichte des Hyobranchials, von Salamandra atra (Laur) und Triton Alpestris (Laur). — *Jenais. Zeitsch.*, V. 45. — 1909.
- TESTUT L. et LATARJET A. — Traité d'Anatomie humaine. — Doin, 1931.
- TEUTLEBEN E. (Von). — Über Kaumuskel und Kaumechanismus bei den Wirbeltieren. — *Arch. f. Naturgesch.* — 1874.
- THOMAS S. — Eléments d'ostéologie descriptive et comparée. — Paris, 1865.
- TOURNEUX F. et SOULIÉ A. — Sur l'existence d'une cinquième et d'une sixième poche entodermique chez l'embryon humain. — *C. R. S. Biol.* — 1907.

- TRAQUAIR R. — On the cranial osteology of *Polypterus*. — *J. Anat. a. Phys.*, V. 5. — 1870.
- TRAQUAIR R. — Paléoniscidae. Monog. — *Paleont. Soc.* — 1887.
- TRETZAKOFF D. — Das Skelett und die Muskulatur im Kopfe des Flussneunauges. — *Zeits. Wiss. Zool.*, V. 128. — 1926.
- TSUSAKI. — Zur Morphologie und Entw. des Hyobranchialskelets von *Hynobius*. — *Folia Anatomia Japonica*. Tokio, V. 1. — 1922.
- TURNER W. — The Anatomy of a second specimen of Sowerby's Whale (*Mesoplodon bidens*). — *J. of Anat. a. Phys.* — 1886.
- TURNER W. — Hyoid apparatus in Man. — *J. of Anat. a. Phys.*, V. 36. — 1902.
- VAILLANT L. — Anatomie de la Sirene lacertine. — *Ann. Sc. Nat.*, V. 19. — 1865.
- VARALDI (in VALLARI F.). — Trattato di anatomia veterinaria. — V. 1, Milano, 1909.
- VEIT O. — U. einige Besonderheiten am Primordialcranium von *Lepidosteus osseus*. — *An. Hefte*, V. 33. — 1907.
- VERDUN. — Dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs. — Toulouse, 1898.
- VERSLUYS J. — Die Mittlere u. aussere Ohrsphäre der Lacertilia u. Rhyncocéphalia. — 1898.
- VERSLUYS J. — Entw. der Columella auris bei den Lacertilia. — *Zool. Jahrb.*, V. 19. — 1904.
- VERSLUYS J. — Skelett. — *In Vergleich. Anat. der Wilbertiere*. — 1927.
- VETTER B. — Unters. zud vergleich. Anat. der Kiemen und Kiefermuskulatur der Fische. — *Iéna, Zeitsch.*, V. 8. — 1874-1878.
- VIALA. — Un cas d'app. Hyoïdien complet. — *Bull. S. d'Anthropol.* — 1925
- VIALLETON L. — Sur les arcs viscéraux et leur rôle topographique chez les vertébrés. — *Arch. d'Anat. Microsc.*, V. 10. — 1908.
- VIALLETON L. — Os Hyoïde. — *Dict. encyclo. des S. Méd.*, V. 15.
- VIALLETON L. — Élément de Morphologie des Vertébrés. — Paris, 1911.
- VILLIERS C. (de). — Über den Schädelbau des *Breviceps fuscus*. — *An. Anz.*, V. 72. — 1931.
- VILLIERS C. (de). — Über das Gehörskelett der Aglossen Anuren. — *An. Anz.* — 1932.
- VIOLETTE H. The endodermal origine of middle ear cartilages of *Rana*. — *Pro. Soc. Experim. Biol. a. Med.*, V. 29. — 1931.
- VITALI G. — Anatomia e sviluppo della Mandibola e dell' articularzione mandibolare. — *Arch. di Anat. e di Embriol.*, V. 7. — 1908.
- VOGT C. et E. YUNG. — Anat. comparée pratique. — V. 11, Paris.
- WALTER F. — Das Visceralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien. — *Ienaische Zeitsch. f. Natur.*, V. 21. — 1887.
- WASNETZOW W. — Zur Frage über die Morphologie der Schwimmblase. — *An. Anz.*, V. 66. — 1928.
- WATSON D.-M. — The Monotrèmeskull. — *Phil. Trans. R. S. London.* — 1916.
- WATSON D.-M.-S. — The internal ear of *Osteolepis*. — *J. of Anat.*, V. 59. — 1929.
- WEBER A. et BUVIGNIER A. — L'origine des ébauches pulmonaires chez quelques vertébrés supérieurs. — *Bibl. Anat.* — 1903.

- WEBER A. — Les restes branchiaux d'un Batracien Anoure. *Bombinator pachypus*. — *C. R. S. Biol.*, V. 111. — 1932.
- WEBER M. — Studien über Säugetiere. — 1886.
- WEBER M. — Die Säugetiere. — Iéna, 1904.
- WHITE P. — On the skull and visceral skeleton of the greenland shark (*Laemargus microcephalus*). — *An. Anz.*, V. 5. — 1890.
- WHITE P. — The existence of skeletal éléments between the mandibular and hyoid arches in *Hexanchus* et *Loemargus*. — *An. Anz.*, V. 9. — 1895.
- WHITE P. — On the extrabranchial cartilages of *Scyllium canicula*. — *An. Anz.*, V. 12. — 1896.
- WIDERSHEIM R. — Das Kopfskelett der Urodelen. — *Morph. Jahrb.*, V. 21. — 1877.
- WIDERSHEIM R. — Die Anat. der Gymnophionen. — Iéna, 1879.
- WIDERSHEIM R. — Das Skelett und nervensystem von *Lepidosiren annectens*. — *Morph. Stud. Iéna*. Heft, 1. — 1880.
- WIDERSHEIM R. — Die Wirbeltiere. — Iéna, 1909.
- WIJHE J. (Van). — Über die Mesodermsegm. und Entw. der Nerven der Selachier. — Amsterdam, 1882.
- WIJHE J. (Van). — Über das Visceralskelett u. die Nerven des Kopfes der *Ganoïden* u. *Ceratodus*. — *Niederl. Arch. f. Zool.*, V. 5. — 1882.
- WIJHE (Van) J.-W. — Sur le dével. du chondrocrâne des Oiseaux. — *Ass. Anat.* — 1907.
- WILDER H.-H. — A contribution to the anatomy of *Siren lacertina*. — *Zool. Jahrb.*, T. IV. — 1889.
- WILDER H. — Die Nasengegend von *Menopoma alleghanensis* u. *Amphiuma tri-dactylum*. — *Zool. Jahrb.*, V. 5. — 1892.
- WILDER H.-H. — Studies in the phylogenesis of the larynx. — *An. Anz.*, V. 7. — 1892.
- WILDER H.-H. — The amphibian larynx. — *Zool. Jahrb.*, V. 9. — 1896.
- WILLEY A. — *Amphioxus* and the Ancestry of Vertebrates. — 1894.
- WINTREBERT R. — Sur la possibilité d'obtenir une forme intermédiaire entre l'*Axolotl* et l'*Amblystome*. — *Ass. Fr. Avancement Sc.* — 1908.
- WINTREBERT P. — La formation du cerveau et l'ordre d'apparition des neuromères encéphaliques chez *Scylliorhinus canicula* Gill. — *C. R. S. Biol.*, V. 83. — 1920.
- WINTREBERT P. — La neuromérie du cerveau chez les Sélaciens et le problème de la métamérisation de la tête. — *C. R. S. Biol.*, V. 84. — 1921.
- WITEBSKY M. — Entw. d. schalleitenden Apparates d *Axolott*. — *Inaug. Diss.*, Berlin, 1896.
- WORTMAN. — The Hyoid-bone. — *Med. Nat. Arch. Soc. Washington*, V. 6. — 1893.
- WOSKOBOJNIKOFF M. — Développement du squelette viscéral des Poissons (en Russe). — *J. Soc. des Naturalistes russes de Kief*. — 1909.
- WRIGHT R.-R. — On the hyomandibular clefts and pseudobranchies of *Lepidosteus* and *Amia*. — *J. of Anat.*, V. 19. — 1885.

- WOKOSBOJNİKOFF M. — Etude sur la branchiomérie des vertébrés. — *J. Soc. des Naturalistes russes de Kief*. — 1909.
- WOSKOBOJNİKOFF M. — Der apparat des Kiemenatmung bei den Fischen. — *Zool. Jahrb.*, V. 55, H. 3. — 1932.
- WYETH F.-J. — Development of audit. Apparatus in *Sphenodon*. — *Phil. Trans. R. S.*, V. 212. — 1924.
- ZAVATTARI E. — Materiale per lo studio del osso ioidei dei Sauri. — *Acti. Accad. Sc. Torino*. — 1908.
- ZAVATTARI E. — Muscoli ioidei dei Sauri in rapporto con i.m. ioidei degli altri vertebrati. — *Reale Accad. des Sc. Torino*, Sér. II, 60-61. — 1911.
- ZIEGLER H. — Der jetzige Stand des Kopfproblems. — *An. Anz.*, V. 57. — 1923.
- ZIETZSCHMANN O. — Lehrbuch der Entw. des Haustiere. — V. II, Berlin, 1924.



TABLE DES MATIÈRES

PRÉAMBULE	1
MATÉRIEL TECHNIQUE	4

CHAPITRE PREMIER

APPAREIL BRANCHIAL A L'ORIGINE DES VERTÉBRÉS :

Agnates acraniens :

Acrania primitiva	6
Branchiostomatides	10

Agnates craniens :

Protocraniote	14
Protoentobranchiate	17
Ostracodermes	20
Protocyclostomes	21
Cyclostomes	21
Homologies des Cyclostomes avec les Gnathostomes.....	24
Ectobranchiates ancestraux	30
Protognathostomes	31

CHAPITRE II

L'APPAREIL HYOMANDIBULO-BRANCHIAL DES POISSONS :

Formule branchiale :

Chondrichthyes	37
Téléostomes	43

Squelette d'un arc branchial chez les Poissons :

Pièces principales de l'arc	46
Pièces accessoires de l'arc	49
Copule	52
Transformation osseuse	57
<i>Adaptations diverses des arcs chez les Poissons</i>	60

Arc mandibulaire :

Pièces cartilagineuses	60
Ossification	62

Arc hyal :

Pièces cartilagineuses	65
Comparaison de l'arc H. à un arc Br type.....	69
Comparaison de l'arc H. chez les Chondrichthyes.....	70
Interprétation des pièces H. chez les Ostéichthyes	78
Comparaison de l'arc H. chez les Chond. et les Ostéichthyes	85
Ossification	89
Rapport et rôles de l'arc hyal	93

Les arc Br :

Modalités chez les Chondrichthyes	98
Modalités chez les Ostéichthyes	101
Transformations osseuses	104

Copules :

Rôles des copules	106
Modalités chez les Chondrichthyes	108
Modalités chez les Ostéichthyes	113

CHAPITRE III

L'APPAREIL HYOPRANCHIAL DES DIPNEUSTES :	117
<i>Formules branchiales</i>	118
<i>Caractères et constructions des arcs</i>	121
<i>Arc mandibulaire</i>	121
<i>Arc hyal</i>	121
<i>Arcs branchiaux</i>	124
<i>Copules</i>	124

CHAPITRE IV

L'APPAREIL HYOBANCHIAL DES AMPHIBIENS :	125
Rôles de la région hyobranchiale	127
Branchies des Amphibiens	131
<i>Formules branchiales</i>	125
<i>Caractères des arcs chez les Amphibiens larvaires</i>	140
<i>Copules chez les Amphibiens larvaires</i>	155
<i>Métamorphoses arcuales et copulaires</i>	158
Apodes	158
Urodèles	159
Anoures	167
<i>Arc hyal et columelle</i>	173
<i>Arc hyal et larynx</i>	177

CHAPITRE V

1° APPAREIL HYOBANCHIAL DES REPTILES :	180
Rôle de la région hyobranchiale	182
<i>Formules et constitutions des arcs post-mandibulaires</i>	184
<i>Ossification</i>	189
<i>Modalités de l'appareil hyobranchial</i>	193
Sauriens	193
Rhyncocephales	199
Ophidiens	200
Chéloniens	202
Crocodyliens	208
<i>Arc hyal et columelle</i>	210
<i>Arcs Br et Larynx</i>	212

CHAPITRE VI

2° APPAREIL HYOBANCHIAL DES OISEAUX	213
<i>Rôles et dispositions d'ensemble</i>	214
<i>Formules et constitution arcuale et copulaire</i>	215
<i>Ossification</i>	222
<i>Modalités de l'appareil hyobranchial</i>	222
<i>Appareil hyobranchial et larynx</i>	226
<i>Arc hyal et columelle</i>	227

CHAPITRE VII

3° APPAREIL HYOBANCHIAL DES MAMMIFÈRES :	
<i>Formule et constitution générale</i>	232
<i>Développement de l'appareil hyobranchial cartilagineux</i>	234
Arc hyal	234
Arc hyal et Stapes	245
Arc Br1	249
Copule	253
Arcs Br et larynx	255
<i>Transformations osseuses</i>	260
<i>Modalités spécifiques de l'appareil hyobranchial</i>	267
Arc hyal	269
Arc Br 1	276
Basihyal	276
<i>Modalités individuelles de l'appareil hyobranchial</i>	278
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	285
BIBLIOGRAPHIE	303

ERRATA

Page 5. — Ajouter après Erinaceus : Talpa eur.*

Page 15. — Fig. 5 : Ajouter : d'après Sewertzoff.

Page 114. — La fig. 35 devrait être page 93.

Page 254. — Fig. 114 au lieu de 105.

Page 258. — Fig. 117 au lieu de 98.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

1. — TRAVAUX RÉCENTS SUR LE MIOCÈNE DE LA
PROVENCE.
2. — INFLUENCE DE LA THYROÏDE PAR INGESTION
SUR LES LARVES D'AMPHIBIENS.

Vu et approuvé :

Paris le 9 Mai 1933

Le Doyen de la Faculté des Sciences

CH. MAURAIN

VU

et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris

S. CHARLÉTY

7

